



**HAL**  
open science

# Effets des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité fonctionnelle des prairies en paysage agricole

Gaëtane Le Provost

► **To cite this version:**

Gaëtane Le Provost. Effets des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité fonctionnelle des prairies en paysage agricole. Biodiversité et Ecologie. Université de La Rochelle, 2017. Français. NNT: . tel-02789834

**HAL Id: tel-02789834**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02789834>**

Submitted on 5 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License



UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

ÉCOLE DOCTORALE

*Sciences pour l'Environnement « Gay Lussac »*

Laboratoire Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC, UMR 7372)

THÈSE

présentée par :

Gaëtane LE PROVOST

soutenue le 16 janvier 2017

pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Discipline : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

**Effets des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité  
fonctionnelle des prairies en paysage agricole**

---

JURY :

Eric ALLAN

Hervé JACTEL

Sandra LAVOREL

Pascal CARRERE

Colin FONTAINE

Isabelle BADENHAUSSER

Nicolas GROSS

Professeur, Universität Bern, Président du jury

Directeur de recherche INRA de Bordeaux, Rapporteur

Directeur de recherche, CNRS, Université J.Fourier, Rapporteur

Ingénieur de recherches, INRA de Clermont Ferrand, Invité

Chargé de recherches, CNRS, MNHN, Examineur

Ingénieur de recherches, INRA CEBC, Directrice de thèse

Chargé de recherches, INRA CEBC, Co-directeur de thèse





Cette thèse a été conduite au Centre d'Études Biologiques de Chizé (Unité Mixte de Recherche 7372 du Centre National de la Recherche Scientifique et de l'Université de La Rochelle, 79360 Villiers en Bois, France), dans l'équipe Agripop, grâce au soutien financier de la Région Poitou-Charentes, et du département des Deux-Sèvres. Cette thèse a été effectuée dans l'Ecole Doctorale Gay Lussac – Sciences pour l'environnement, et l'Université de La Rochelle.





## Résumé

Comprendre comment la biodiversité des prairies répond aux changements d'utilisation des terres constitue un enjeu majeur pour la conservation de la biodiversité et le maintien des services écosystémiques dans les paysages agricoles.

Dans ce travail de thèse, nous avons cherché (i) à analyser la réponse simultanée d'un ensemble de taxons appartenant à différents niveaux trophiques (plantes, herbivores, pollinisateurs, prédateurs) aux changements d'utilisation des terres agissant à différentes échelles spatiales et temporelles; (ii) à approcher les mécanismes impliqués dans cette réponse et notamment le rôle des interactions trophiques. Notre approche est basée sur l'utilisation de multiples traits fonctionnels liés à l'acquisition des ressources, la taille et la mobilité des organismes. Nous avons testé la réponse de ces traits à l'histoire des paysages, leur configuration et leur composition.

Nous montrons qu'il existe une réponse générale de la diversité fonctionnelle multitrophique aux changements d'utilisation des terres. Nous mettons en évidence l'importance des effets historiques du changement d'utilisation des terres à l'échelle des paysages agricoles menaçant le maintien de communautés fonctionnellement diversifiées dans ces paysages. En considérant un set de traits multiples, notre travail a permis d'approcher certains mécanismes par lesquels les changements d'utilisation des terres présents et passés impactent différentes facettes de la biodiversité. Enfin, l'utilisation des traits fonctionnels a permis d'appréhender l'importance des interactions trophiques et leur implication dans la structuration des communautés animales dans les milieux agricoles.

**Mots-clés :** changements d'utilisation des terres, paysage agricole, histoire du paysage, diversité fonctionnelle multitrophique, prairie, interactions plantes-insectes, taille corporelle, traits liés à la mobilité, traits d'acquisition des ressources

---

## **Title: Effects of land use intensification on grassland functional biodiversity within agricultural landscapes**

### **Summary**

Understanding how grassland biodiversity responds to land use intensification is crucial for both biodiversity conservation and the management of key ecosystem services in agricultural landscapes.

My PhD aims at (i) identifying and generalising the effects of land use intensification operating at different spatial and temporal scales across multiple taxonomic groups and trophic levels (plants, herbivores, pollinators, predators and top-predators); (ii) investigating the underlying mechanisms of biodiversity response, and particularly the role of trophic interactions. We used multiple functional traits related to resource acquisition, the size of the organisms and their mobility. We tested how multitrophic functional trait diversity responded to landscape history, composition and heterogeneity.

Considering multiple taxonomic groups simultaneously, our study brings out a clear response of overall biodiversity to land use intensification. We found that legacy effects of land use intensification operating at the landscape scale are major drivers of present-day multitrophic functional trait diversity in agricultural landscapes. By considering a core set of organismal traits reflecting similar functions across trophic levels, our approach reveals multiple dimensions by which land use intensification filters out biodiversity over time and allows us to generalise its effect across multiple trophic levels and trait-spectrum. Finally, trait-based approach allowed us to assess the importance of trophic interactions and their contribution in shaping animal communities in agricultural landscapes.

**Keywords:** land use intensification, agricultural landscape, landscape history, multitrophic functional trait diversity, grassland, plant-insect interactions, body size, mobility-related traits, resource-acquisition traits



# REMERCIEMENTS

---

Une page se tourne, trois années de travail intense mais aussi d'aventures, de rencontres, d'expériences de vie, d'épanouissement personnel procuré par la curiosité et la quête de « savoir » que demande un travail de thèse. Trois années qui ont abouti à ce manuscrit, en espérant qu'il reflète l'investissement et le soutien que vous m'avez apportés tout au long de ces années.

Je dois avouer qu'en arrivant au CEBC il y a presque quatre ans, je n'aurais jamais imaginé faire une thèse. Quelle n'a pas été ma surprise lorsqu'Isabelle et Nicolas m'ont proposé, à la fin de mon stage de master 2, de me lancer dans cette aventure. Je n'y avais jamais songé et j'ai naïvement pris conseil auprès d'autres thésards. Ils m'ont donné l'impression que je m'apprêtais à escalader une falaise pendant une tempête de neige, avec une corde abimée. Leur description faisait froid dans le dos et j'ai bien failli rebrousser chemin. Mais c'était sans compter sur les deux encadrants qui allaient être à mes côtés pendant trois ans.

Isabelle, merci pour ton soutien sans faille et ton aide constante qui ont constitué un appui solide pendant ces trois ans et m'ont permis de finir cette thèse dans de bonnes conditions. On peut dire que la confiance en soi n'est pas une de mes qualités mais toute la confiance que tu m'as accordée m'a permis de mener à bien ce travail.

Nicolas, merci pour ta disponibilité de tous les instants, ton aide si précieuse mais aussi pour le plaisir que tu as à partager toutes tes connaissances. Bien souvent je parle dans ce manuscrit de « travail de thèse », mais je n'ai pas eu souvent l'impression de travailler et je pense que c'est en grande partie dû à tout l'enthousiasme dont tu fais preuve.

Je ne vous remercierai jamais assez pour tout ce que vous m'avez appris et de m'avoir permis d'avancer sur le chemin de la recherche.

Il n'y a qu'une chose pour laquelle votre encadrement a été léger : le copilote dans les chemins boueux de la Zone Atelier, au mois de février. Maintenant que j'ai acquis un peu d'expérience, je me rends bien compte que vous m'avez menti : ça ne passait pas !

Je remercie également les membres de mon jury de thèse, qui ont accepté d'évaluer ce travail. Merci à Sandra Lavorel et Hervé Jactel d'être rapporteurs. Merci aux examinateurs Eric Allan, Pascal Carrère et Colin Fontaine.

Merci aux membres de mon comité de thèse pour tous ces échanges si enrichissants et pour l'intérêt que vous avez porté à cette étude: Isabelle Litrico, Jan Lepš, Richard Michalet, Yann Clough, Johan Ekroos et Cyrille Violle. Plus particulièrement, merci à Richard Michalet d'avoir accepté d'encadrer ma thèse lors de la première année. Merci également à Yann Clough pour son aide substantielle sur les manuscrits en préparation.

Merci également à l'ensemble de l'équipe Agripop, les chercheurs comme les étudiants. Merci à Vincent, Bertrand, Sylvie, Patrick, Pascal, Alexandre (merci pour les gâteaux réconfortants de ces derniers mois), Jessica, Mathieu, Jean-Luc, Karine, Rui.

Merci à Luca Börger pour son soutien et son aide précieuse à l'écriture de mon premier papier. Maintenant que j'ai un peu de temps libre, je vais mesurer ces petits pezo qui te tiennent tant à cœur.

Merci à Yoann Le Bagousse-Pinguet pour ses conseils, le partage de ses jolies figures et merci de m'avoir accueillie quelques semaines dans votre bureau. Finalement, je vais peut être réussir à soutenir ma thèse tu vois !

Un immense merci à Cyrille Violle, pour m'avoir si bien accueillie pendant deux mois à Montpellier. Cette parenthèse m'a fait beaucoup de bien et m'a permis de prendre un peu de recul. Je te remercie pour tout l'intérêt que tu portes à ce travail, pour nos échanges, tes conseils, ton aide précieuse et ta gentillesse. Je remercie également toute l'équipe ECOPAR pour leur accueil si amical ! Merci à Catherine, Grégoire, Elena, Helena avec qui j'ai partagé le bureau, Pierre, Pauline, Jules, Florian et Iris.

Merci aussi à Sarah et Rémi de m'avoir accueillie chez eux si gentiment !

Cette année j'ai aussi eu l'occasion de faire plusieurs séjours à Madrid. Merci à toutes les personnes qui m'ont accueillie là-bas ! D'abord merci à Suzy, Marcelle, Laura et Nicolas pour votre accueil si chaleureux et pour m'avoir hébergée plusieurs semaines ! Merci également au Maestre Lab, Fernando, Ángela, Dani, Miguel, Hugo, Vicky et Bea.

Je tiens également à remercier Hélène, qui a encadré mon stage de master 2 et qui m'a ensuite épaulée au début de ma thèse. En particulier merci pour ton sens de l'orientation pour retrouver certaines prairies... Heureusement on a réussi à sortir de ce trou noir qui se trouve quelque part dans la Zone Atelier ! Merci pour tous tes conseils et ton aide, ainsi qu'à Mathieu pour votre générosité et votre bonne humeur.

Merci à Thierry, qui est finalement revenu à Chizé ! Après tes pérégrinations au Laos et au Vietnam...tu es de retour pour cette fin de thèse. Merci pour ta générosité, toutes tes petites attentions (et les grandes aussi parce que la haie, c'est pas ce qu'on appelle une « petite » attention), ces petits moments de vie partagés et tous ces bons souvenirs dont certains sont inoubliables !

Merci à Alexis, secrétaire hors pair ! Merci pour toute ton aide, nos longues discussions et toutes les connaissances sur les araignées que tu as plaisir à partager. J'ai été particulièrement contente d'apprendre qu'on ne mangeait pas d'araignées la nuit... Merci aussi d'être resté tard plusieurs soirs pour sortir les quelques centaines d'araignées à mesurer...

Un immense merci à Marilyn ! Un sacré personnage, qui gagne à être connu et que personne n'est près d'oublier ! Surtout pas les stagiaires qui ont eu le malheur de s'introduire dans le labo entomo pour emprunter un stylo ! Merci pour toutes ces pauses salvatrices, ton aide au quotidien, tes conseils, la haie, les poules, enfin tout ce que tu as fait pour moi ! Et c'est bon maintenant j'ai un peu de temps alors quand est ce qu'on va dans ton chalet ? N'oublie pas d'écrire un mail à tes copains de Functional Ecology pour savoir si ça leur dit de venir !

Merci également à Nadine et Noël, pour votre gentillesse, votre accueil et toutes vos attentions ! Merci Nadine d'avoir été si patiente et encourageante lors des ateliers poterie au labo.

Merci à Paul et Almut avec qui j'ai partagé ce petit bureau ! J'ai fait de gros efforts pour contenir mon bazar (ceux qui connaissent le bureau chez moi pourront en témoigner...) mais vous avez quand

même dû supporter plusieurs mois les sacs de foin. Ils sont partis depuis longtemps mais vous n'avez pas fini d'éternuer ! Merci Paul d'avoir supporté les odeurs de crottins, le chauffage à fond et les « stoss luften »... Merci à toi et Marie pour votre gentillesse et ces bons petits repas partagés ! Merci Almut pour toutes nos discussions et pour ton amitié ! Préviens-moi si tu crées une ferme avec les ânes surtout.

Cette étude doit également beaucoup à tous les contractuels qui ont participé au terrain : Edo, Clémentine, Sophie, Yoann, Franck, Brice qui s'est bien occupé de la maison pendant les vacances, Delphine, Valentin, Thibault et Sébastien ! Edo merci pour tes conseils avisés (tant scientifiques que culturels) et pour tes bons petits cafés.

Merci à tous les étudiants avec qui j'ai partagé la vie au labo, les anciens comme les nouveaux. Merci à Klervi, Lindy, Joffrey, Aurélie, Gaspard, Julien C., Licia, Carine, Cécile, Laura, Kevin, Damien, Fabrice, Paul, Pierrick, Ronan, Julien V., Flavie, Vincent, Maylis, Dimitry, Anaïs et Mélanie. Un merci particulier à Marie et Alex qui ont mesuré des centaines d'abeilles et d'araignées !

Merci à Thomas et Alicia pour ces soirées organisées et les bons petits plats végétariens.

Merci à Paul Miguet et Fabrice pour votre aide, vos conseils et nos échanges ! Et aussi à Laura (et parfois Nina), Paul, Ronan et Stefaniya pour ces longues discussions et ces skypes-journal club! J'ai hâte de recommencer !

Merci également à Mina, Annie, Evelyse, Martine, Delphine, André, Arnaud, Christian, Patrice et Simon pour tous vos coups de main ! Ainsi qu'à Jennifer et Isabelle à l'école doctorale.

Et puis il y a les échappatoires, qui remettent les pieds sur terre... Merci à Claire et à Stéphanie ! Ces derniers mois je suis tombée plusieurs fois de cheval et je crois savoir pourquoi...

Merci aussi à Jeanne et Vincent. Je n'ai pas été beaucoup en vacances cette dernière année mais ce long weekend à vélo dans le Périgord m'a fait beaucoup de bien.

Merci également à Camille, Bader, Haythem, Marlène et Natacha qui m'ont tant motivée à rejoindre les bancs de la fac... Sans vous je pense que je serais restée à vendre des petits pains au chocolat ou à ouvrir les belles portes de l'Académie.

Mes derniers remerciements sont pour mes proches. Merci à mes grands parents que je n'ai pas beaucoup vu pendant ces trois ans... Vous êtes venus voir où j'atterrissais au début de ma thèse (et vous n'avez pas été déçus je crois...) mais depuis vous n'avez pas eu beaucoup de nouvelles. Ces pages sont la preuve que je suis en vie ! Merci aussi à Bonne-Maman et Daniel pour tout l'intérêt que vous portez à ce que je fais.

Enfin, merci à mes parents, Hubert, Blandine, Bertille, Tiphaine et Louis... Pendant ces trois ans j'ai parfois été présente physiquement mais mon esprit était parfois ailleurs, surtout ces derniers mois. Depuis 25 ans j'essayais d'acquérir des techniques bien particulières pour faire croire que j'écoutais alors que mon esprit se promenait ailleurs mais je crois qu'en quelques mois elles ont toutes été démasquées... Il me faudrait bien plus que quelques lignes pour que mes remerciements soient à la hauteur de tout ce que vous avez fait pour moi pendant ces trois années ! Alors merci pour tout...



# SOMMAIRE

---

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>7</b>
----------------------------	----------

<b>SOMMAIRE .....</b>	<b>11</b>
-----------------------	-----------

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>17</b>
--------------------------	-----------

1. Contexte général .....	19
1.1 Changements globaux et crise de la biodiversité .....	19
1.2 Le choix de l'échelle de travail ? .....	22
1.3 Complexité et diversité des réponses de la biodiversité .....	25
1.4 Intégrer les interactions entre espèces .....	26
2. L'approche fonctionnelle : une approche intégrative pour comprendre les effets des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.....	28
2.1 La biodiversité fonctionnelle support de la stabilité du fonctionnement des écosystèmes.....	28
2.2 L'approche fonctionnelle pour intégrer des processus multi-échelles .....	31
2.3 L'approche fonctionnelle pour généraliser les effets des changements d'utilisation des terres à différents niveaux trophiques.....	35
2.4 L'approche fonctionnelle pour comprendre les interactions trophiques .....	37
3. Le cas des milieux agricoles.....	39
3.1 Evolution de l'utilisation des terres dans les milieux agricoles depuis le début du XXème siècle .....	39
3.2 Vision théorique de la structuration spatiale et temporelle des milieux agricoles..	41
3.3 Effet des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité dans les milieux agricoles .....	43
4. Les prairies, des habitats clés pour la biodiversité dans les paysages agricoles.....	45
4.1 Multifonctionnalité des prairies .....	45
4.2 Des habitats qui n'échappent pas aux effets des changements d'utilisation des terres.....	47
4.3 Comment maintenir des prairies diverses dans les milieux agricoles ? .....	49
5. Objectifs de la thèse et démarche générale .....	50

<b>METHODES.....</b>	<b>55</b>
----------------------	-----------

1. Zone d'étude .....	57
2. Echantillonnage des milieux prairiaux .....	59



2.1 Echantillonnages réalisés en 2011 .....	60
2.2 Echantillonnages réalisés en 2014 .....	62
3. Construction d'une base de données de traits fonctionnels multi-taxa ....	67
3.1 Les plantes .....	67
3.2 Les animaux .....	68
<b>CHAPITRE 1 .....</b>	<b>73</b>
1. Summary .....	76
2. Introduction .....	77
3. Methods.....	81
3.1 Study area .....	81
3.2 Sites selection .....	81
3.3 Species diversity and abundances .....	82
3.4 Trait measurements.....	83
3.5 Community variances and multitrophic trait diversity calculations.....	83
3.6 Assessing the effects of LUI .....	85
4. Results and discussion.....	86
5. References .....	92
6. Supporting information .....	98
<b>CHAPITRE 2 .....</b>	<b>109</b>
1. Summary .....	112
2. Introduction .....	113
3. Methods.....	117
3.1 Study area .....	117
3.2 Plant survey and plant functional traits.....	117
3.3 Grasshopper survey and grasshopper functional traits .....	118
3.4 Statistical analyses .....	119
4. Results.....	122
4.1 Functional axes of specialisation among grasshopper species .....	122
4.2 Effect of local and landscape factors on grasshopper resource-acquisition trait ..	124
4.3 Effect of local and landscape factors on grasshopper body size .....	126
5. Discussion .....	129
5.1 Trait matching and herbivore diversity of resource-acquisition traits.....	129
5.2 Resource-acquisition traits, local disturbance and landscape context .....	130
5.3 Herbivore body size and landscape simplification .....	131
5.4 Implications for trait-based approach and consequences of land use intensification .....	132
6. References .....	134
7. Supporting information .....	141

<b>CHAPITRE 3 .....</b>	<b>149</b>
1. Summary .....	152
2. Introduction .....	153
3. Materials and methods .....	155
3.1 Study area .....	155
3.2 Study design.....	156
3.3 Plant survey and floral functional traits.....	157
3.4 Wild bee sampling and wild bee functional traits .....	158
3.5 Statistical analyses .....	159
4. Results.....	163
4.1 Functional axes of specialisation in flower and bee communities.....	163
4.2 Wild bee functional diversity .....	166
4.3 Effects of flower functional diversity and land use intensification on wild bee functional diversity .....	167
4.4 Scenario of the effect of land use intensification .....	171
5. Discussion .....	173
6. References .....	177
7. Supporting information .....	185
 <b>CHAPITRE 4 .....</b>	 <b>191</b>
1. Introduction .....	194
2. Methods.....	198
2.1 Study area .....	198
2.2 Site selection, AES and botanical surveys.....	198
2.3 Plant trait measurements .....	199
2.4 Local and landscape data.....	200
2.5 Statistical analyses .....	201
3. Results.....	204
3.1 Plant trait community-weighted means and land use type .....	204
3.2 Plant species and trait diversity responses to land use intensification and AES....	205
3.3 Indirect effects of land use intensification on plant functional diversity .....	208
4. Discussion .....	212
4.1 Grassland functional trait diversity in an agricultural landscape .....	212
4.2 Effect of land use intensification on plant functional trait diversity .....	213
4.3 Effects of AES on plant functional diversity.....	214
4.4 Conclusions .....	216
5. References .....	217
6. Supporting information .....	223
 <b>DISCUSSION .....</b>	 <b>233</b>
1. Apports méthodologiques.....	235

2. Synthèse des résultats.....	236
2.1 Des effets importants des prairies dans le paysage et de l’histoire de leur intensification .....	236
2.2 Le trait-matching, un processus clé structurant les communautés .....	238
2.3 Importance d’autres facteurs agissant à l’échelle paysagère .....	239
2.4 Quelles prairies pour restaurer la biodiversité végétale, à la base des réseaux trophiques ?.....	240
3. Quels traits fonctionnels ?.....	241
3.1 La taille corporelle: un trait intégratif impliquant une interprétation complexe ..	242
3.2 Caractériser la dispersion des individus .....	244
3.3 Acquisition des ressources et « <i>trait-matching</i> » .....	245
4. La question de l’échelle .....	246
4.1 Acquisition des ressources : du local au paysage .....	246
4.2 Importance du « <i>mass effect</i> » .....	249
4.3 Influence de l’histoire du paysage .....	250
5. Le rôle présent et passé des prairies dans les milieux agricoles.....	251
5.1 Préserver la diversité fonctionnelle en milieux agricoles.....	251
5.2 Multifonctionnalité des prairies au sein des paysages agricoles .....	253
6. Conclusion.....	257

<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>261</b>
----------------------------	------------



*Convergence—Jackson Pollock*

*« When we try to pick out anything by itself, we find it hitched to everything else in the Universe » J.Muir*





# INTRODUCTION

---





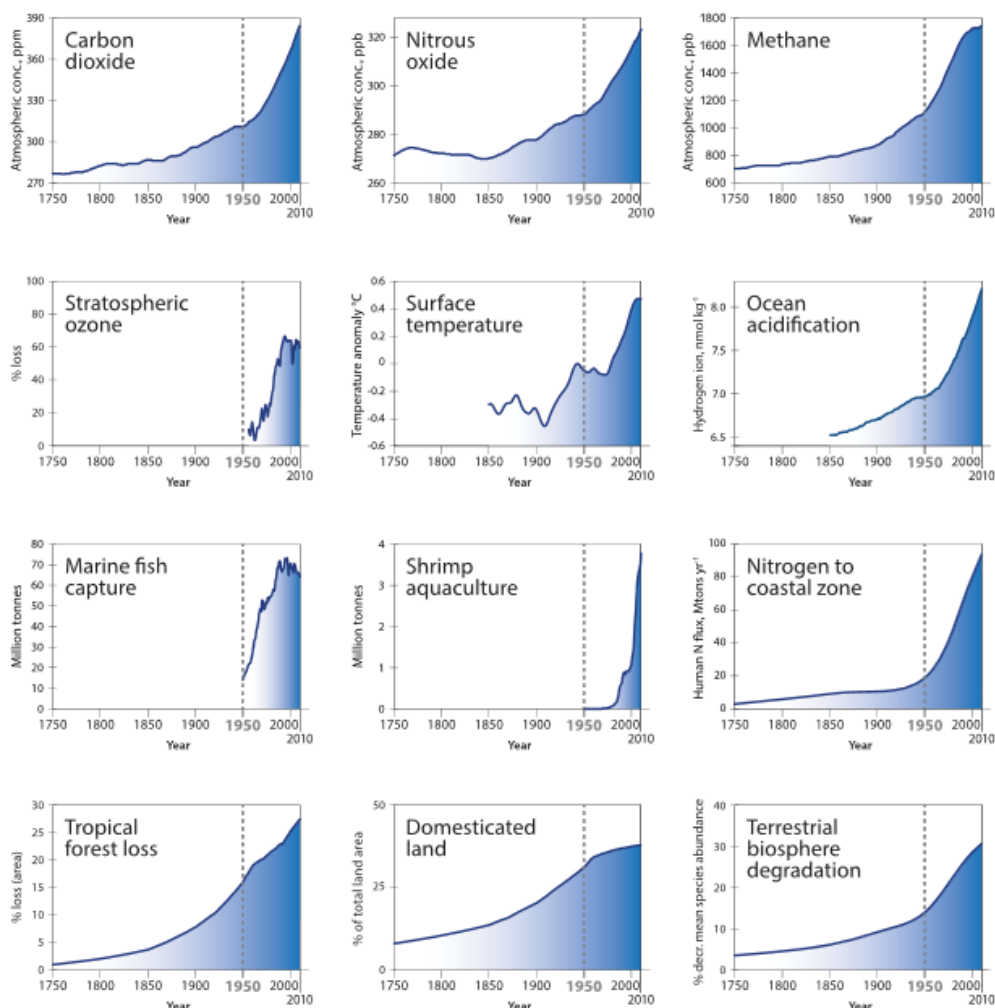
## 1. Contexte général

### 1.1 Changements globaux et crise de la biodiversité

*« Il y a une nouvelle espèce d'exploration qui s'ouvre et que je voudrais aider à ouvrir. C'est la redécouverte permanente du monde parce que le monde est devenu maintenant tellement sujet à transformation à cause de l'homme qu'il faut le redécouvrir, le réévaluer constamment [...] » J-Y. Cousteau*

Les écosystèmes sont actuellement soumis à des changements d'une rapidité et d'une ampleur sans précédent (Fig. 1), principalement liés aux activités anthropiques (Steffen *et al.* 2011; Zalasiewicz *et al.* 2011; Steffen *et al.* 2015; Bonneuil & Fressoz 2016). Du fait de leur impact à l'échelle planétaire, ces changements ont été regroupés sous le terme de changements globaux (Hooper *et al.* 2005). Ce terme fait référence à différentes catégories de processus, associés aux activités humaines, modifiant la structure et le fonctionnement des écosystèmes : modification de la composition atmosphérique, changements climatiques, changements d'utilisation des terres, invasions biologiques et surexploitation des ressources (Fig. 1). Ces pressions d'origine anthropique se produisent à l'échelle locale comme à l'échelle globale (Hooper *et al.* 2005) et altèrent profondément le fonctionnement des écosystèmes, ainsi que les services qu'ils procurent aux sociétés humaines (Foley *et al.* 2005).





**Figure 1. Evolutions entre 1750 et 2010 de différents indicateurs impliqués dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes. L'année 1950, indiquée par la ligne pointillée, marque le début de l'accroissement rapide des transformations liées aux activités humaines (Extrait de Steffen et al. 2015).**

Ces perturbations sont la cause d'une crise majeure de la biodiversité et un grand nombre d'espèces, appartenant à différents groupes taxonomiques, sont actuellement menacées (Ceballos *et al.* 2015; Newbold *et al.* 2016). Si la disparition d'espèces fait partie du cours naturel de l'histoire de la Terre, l'activité humaine a accéléré le rythme des extinctions qui est bien supérieur au rythme d'extinction naturel (Dirzo *et al.* 2014; Pimm *et al.* 2014). Ainsi, plus de la moitié des vertébrés ont disparu en quarante ans (WWF, 2016) et le taux d'extinction actuel serait jusqu'à 100 fois supérieur au taux d'extinction naturel moyen (Ceballos *et al.* 2015).

---

Parmi les changements globaux, les changements d'utilisations des terres – intensifications des pratiques agricoles à l'échelle parcellaire et d'usage des sols à l'échelle des territoires (ex. destruction des milieux naturels et remplacement par de la monoculture) – sont en grande partie responsables de cette crise de la biodiversité. En 2000, différents scénarios sur l'évolution de la biodiversité mondiale d'ici à 2100 ont été décrits (Sala *et al.* 2000) et leur simulation a prédit que les modifications dans l'usage des terres seraient la cause principale de la perte en biodiversité des écosystèmes terrestres. Quinze ans plus tard, ces prédictions tendent à se confirmer (Newbold *et al.* 2015, 2016). Cette érosion globale de la biodiversité a donc mis récemment la diversité des espèces et des écosystèmes au cœur des débats publics (e.g. conférence des nations unies sur l'environnement et le développement de Rio de Janeiro en 1992, puis à Kyoto en 1997, Johannesburg en 2002 et à nouveau Rio de Janeiro en 2012). Cela est en partie dû à la prise de conscience collective de l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes et donc des sociétés humaines (Costanza *et al.* 1997; Soliveres *et al.* 2016).

Comment les changements globaux altèrent-ils la répartition des espèces vivantes, leur abondance et leurs interactions ? Quelles sont les répercussions sur le fonctionnement des écosystèmes ? Ces questions font partie des grandes interrogations abordées en écologie, science qui vise notamment à comprendre les mécanismes qui régissent la distribution des espèces au sein des communautés (Encadré A) et le long de gradients environnementaux (Clements 1916; McGill *et al.* 2006; Götzenberger *et al.* 2012; Mittelbach & Schemske 2015). Cependant, de par la nature holistique de cette science et du fait de la complexité des systèmes naturels, il est difficile de généraliser les effets des changements globaux (mesurés bien souvent sur un nombre limité de cas) à l'ensemble de la biodiversité. Cette complexité à appréhender la réponse de la biodiversité dans son ensemble provient (i) de la multitude de mécanismes pouvant affecter la distribution des espèces au sein des communautés, impliquant aussi bien des mécanismes stochastiques (Hubbell 2001) que des processus déterministes (MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975), dont la part relative peut varier ; (ii) de la diversité des effets des changements d'utilisation des terres; (iii) de la diversité des réponses biologiques possibles aux changements de l'environnement biotique et abiotique, et du caractère idiosyncratique apparent de ces réponses. En effet, chaque individu, au sein de chaque espèce, au sein de chaque communauté exhibera une réponse particulière ; (iv) des interactions qui peuvent exister entre espèces au sein des communautés.

## Encadré A: Ecologie des communautés

La plus petite échelle à laquelle la biodiversité puisse être étudiée est celle de la communauté. Originellement, une communauté est définie comme l'ensemble des organismes qui vivent et interagissent entre eux (Möbius 1877; Clements 1916). Leur diversité, c'est-à-dire leur richesse et leur variété, est le résultat de différents processus spatio-temporels: (i) processus biogéographiques (spéciation, extinction, migration); (ii) stochasticité démographique (Hubbell 2001); (iii) dispersion des individus d'une communauté à l'autre (Leibold et al. 2004); (iv) capacité des individus à persister dans un environnement abiotique ou biotique donné (i.e. processus déterministes) (MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975).

Ainsi, l'assemblage d'une communauté a été conceptualisé comme une succession de filtres, excluant les espèces à partir d'un pool d'espèces global et formant des pools d'espèces de plus en plus restreints pour finalement aboutir à la structuration des communautés locales (Zobel 1997; McGill *et al.* 2006; Götzenberger et al. 2012; Mittelbach & Schemske 2015).

Le pool d'espèces régional est déterminé par des processus à long terme et à grandes échelles spatiale et temporelle, qui vont constituer un premier filtre (spéciation, extinction, migration). Le pool d'espèces local provient de la dispersion des espèces de ce pool régional, dans un habitat donné. Les contraintes à cette dispersion (distance de dispersion, barrières topographiques) vont constituer un deuxième filtre. Enfin, les conditions abiotiques de l'habitat, regroupant l'ensemble des facteurs physiques de l'environnement local, et les interactions trophiques vont constituer un dernier filtre. Seules les espèces capables de tolérer ces conditions abiotiques et biotiques pourront intégrer la communauté. Ce filtre va agir à l'échelle locale et décrit l'importance des processus déterministes pour expliquer la structuration des communautés.

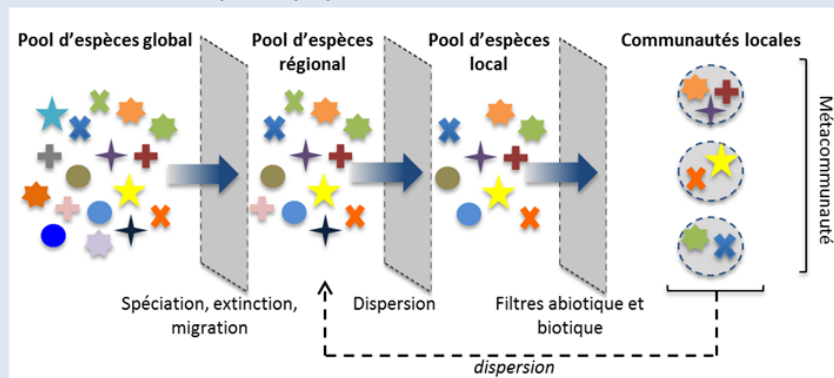


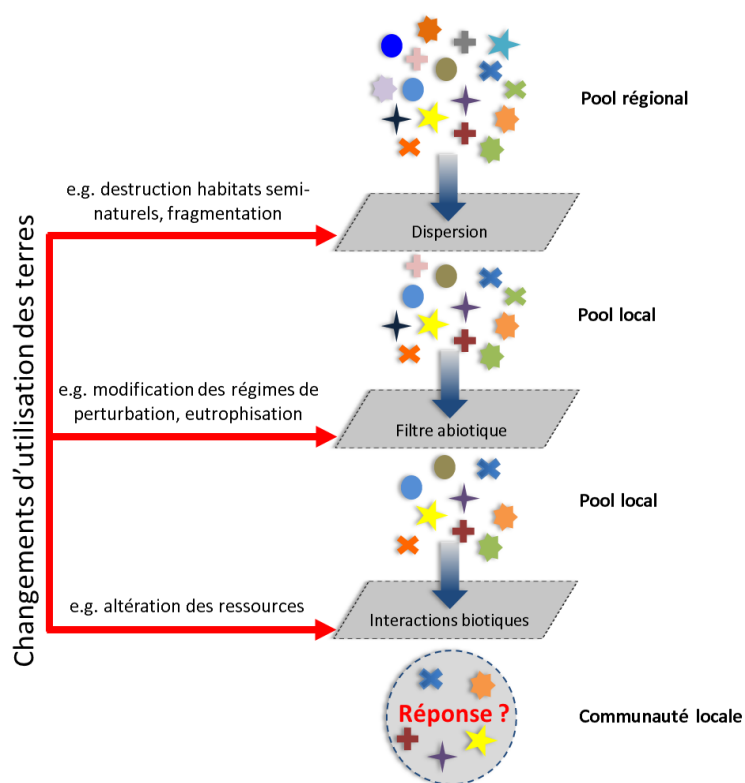
Figure A. Représentation schématique du modèle de filtres et des différents processus impliqués dans l'assemblage des communautés. Chaque forme représente une espèce particulière ayant des caractéristiques spécifiques (couleur et forme) (adapté de Götzenberger et al. 2012 et Mittelbach & Schemske 2015).

## 1.2 Le choix de l'échelle de travail ?

La compréhension de la distribution actuelle des espèces implique trois grands niveaux d'investigation : l'objet d'étude en lui-même, l'espace et le temps. Se pose alors le problème du choix de l'échelle spatiale et temporelle à laquelle se placer pour comprendre une situation biologique. En 1992, Levin postulait que « *The problem of pattern and scale is the central problem in ecology, unifying population biology and ecosystem science, and marrying basic and applied ecology. Applied challenges [...] require the interfacing of phenomena that occur on very different scales of space and time, and ecological organization. Furthermore, there is*

*no single natural scale at which ecological phenomena should be studied; systems generally show characteristic variability on a range of spatial, temporal, and organizational scales* ».

Vers la fin du XX<sup>ème</sup> siècle, les progrès analytiques en écologie ont conduit à s'interroger quant à la pertinence de l'échelle de travail et la nature des changements d'échelle à opérer pour répondre à une question donnée. En effet, deux options peuvent être envisagées : (i) étudier à petite échelle et rechercher les causes proximales d'un phénomène biologique ; (ii) étudier à large échelle et rechercher les causes distales d'un même phénomène. Du fait de la complexité de mesurer des variables environnementales à large échelle spatiale et sur de longues périodes, l'étude des mécanismes régissant la distribution des espèces s'est bien souvent réduite à une description des mécanismes locaux, ayant lieu à un instant  $t$  donné.



**Figure 2.** Schéma conceptuel illustrant à quelles échelles et sur quels processus les changements d'utilisation des terres peuvent agir.

Cependant, l'étude de l'effet des changements globaux nécessite de considérer différentes échelles (Fig. 2). A large échelle, la destruction des habitats naturels (landes, zones humides, forêts naturelles) ou semi-naturels (prairies semées, haies) riches en biodiversité va par

exemple réduire le pool d'espèces régional (Newbold *et al.* 2016). A l'échelle locale, l'intensification des modes de gestion peut affecter profondément les écosystèmes en modifiant les régimes de perturbations auxquels ils sont soumis (e.g. Quétier, Thébault & Lavorel 2007; Flynn *et al.* 2009; Allan *et al.* 2014; Newbold *et al.* 2015).

Outre les effets à court terme, les perturbations passées peuvent avoir des effets rémanents sur la biodiversité actuelle (Harding *et al.* 1998; Krauss *et al.* 2010; Wearn, Reuman & Ewers 2012). Si les effets des changements globaux peuvent être immédiats, ils sont la plupart du temps différés dans le temps (Harding *et al.* 1998). Ainsi, l'histoire des perturbations liées aux activités anthropiques sur les écosystèmes et leur maintien au cours du temps pourraient être en train de conduire de nombreuses espèces sur la voie de l'extinction. Ce phénomène déterministe a d'ailleurs été appelé la « dette d'extinction » (Tilman *et al.* 1994) (Fig. 3). Si cette dette d'extinction est importante, le nombre d'espèces effectivement en danger tend à être sous-estimé. Ainsi, l'histoire des changements globaux peut donc être un facteur déterminant de la répartition actuelle des espèces (Kuussaari *et al.* 2009; Krauss *et al.* 2010; Ewers *et al.* 2013) et considérer à la fois les perturbations présentes et passées permettrait de mieux appréhender la réponse de la biodiversité à ces perturbations.

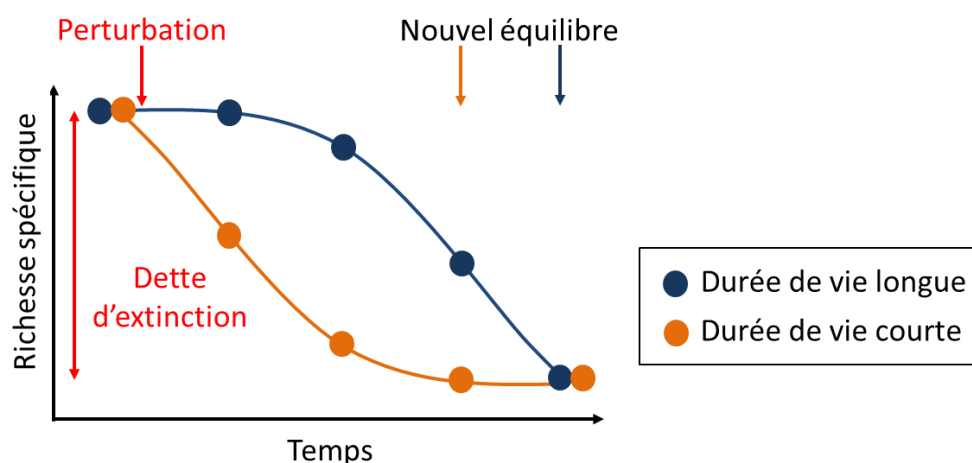


Figure 3. Illustration conceptuelle de la « dette d'extinction ». Suite à une perturbation, l'extinction des espèces n'est pas immédiate et les effets de cette perturbation peuvent être différés dans le temps. La différence entre le nombre d'espèces présentes dans le milieu juste après la perturbation et le nombre d'espèces au nouvel équilibre représente la « dette d'extinction ». Les espèces ayant une durée de vie courte (points oranges) vont subir les effets de la perturbation plus rapidement que les espèces ayant une durée de vie longue (points bleus) (d'après Kuussaari *et al.* 2009).

---

### 1.3 Complexité et diversité des réponses de la biodiversité

Les écosystèmes sont composés d'une multitude d'espèces, appartenant à différents groupes taxonomiques, qui interagissent et qui peuvent avoir des réponses divergentes face aux changements globaux (Flynn *et al.* 2009; Kormann *et al.* 2015; Blüthgen *et al.* 2016; Concepción *et al.* 2016). Cette diversité de réponses résulte notamment de la variabilité des caractéristiques morphologiques, démographiques, physiologiques ou phénologiques qui peut exister entre les individus et qui va déterminer leur capacité à répondre aux perturbations (c.à.d. « traits fonctionnels », Violle *et al.* 2007). Chez les plantes, il a par exemple été montré que leur réponse à l'intensification des modes d'utilisation des terres dépendait de leurs traits foliaires. Notamment, la fertilisation va favoriser des espèces ayant une forte stature et un forte surface spécifique foliaire (SLA), ce qui se traduit par une augmentation de la compétition entre plantes et une perte de diversité végétale malgré une augmentation de la productivité végétale (Quétier *et al.* 2007; Laliberté & Tylianakis 2012; Maire *et al.* 2012). Ainsi, les traits fonctionnels des plantes ont été proposés comme indicateurs des changements d'utilisations des terres (Quétier *et al.* 2007; Pfestorf *et al.* 2013; Clough *et al.* 2014).

Chez les animaux, leur réponse va notamment dépendre de leur capacité de dispersion et de la modularité de leur régime alimentaire (Larsen, Williams & Kremen 2005; Bommarco *et al.* 2010; Gámez-Virués *et al.* 2015). Ainsi, les espèces très mobiles se déplacent plus facilement entre les patches d'habitats fragmentés, tandis qu'un régime alimentaire large permet d'exploiter différentes ressources dans la matrice d'habitats résiduels. Il a par exemple été montré chez les pollinisateurs que les individus solitaires et spécialistes étaient particulièrement affectés par l'intensification de l'utilisation des terres (Rader *et al.* 2014). Développer des approches permettant d'appréhender simultanément les réponses de multiples espèces ou groupes d'espèces qui composent un écosystème représente un enjeu majeur.

Par ailleurs, les espèces sont plus ou moins sensibles aux perturbations selon le niveau trophique auquel elles appartiennent (Tscharntke *et al.* 2012). En effet, les niveaux trophiques supérieurs sont plus sensibles aux perturbations et aux changements environnementaux que les niveaux trophiques inférieurs (Tscharntke *et al.* 2005), ce qui souligne l'importance de considérer les interactions entre espèces et les répercussions qui peuvent exister au sein des chaînes trophiques. La réponse des écosystèmes aux changements globaux dépend non seulement de leurs impacts directs sur les espèces, mais également des interactions entre

espèces, supports des services rendus par la biodiversité (e.g. pollinisation, contrôle biologique).

Développer des approches permettant d'appréhender simultanément les réponses de multiples espèces ou groupes d'espèces qui composent un écosystème représente un enjeu majeur. En effet, ceci permettrait de comprendre la réponse de l'ensemble de la biodiversité d'un écosystème et d'identifier les conditions environnementales qui maximisent simultanément la diversité de différents groupes d'espèces (Allan *et al.* 2014). Ainsi, comprendre la réponse des écosystèmes aux changements globaux, nécessite d'analyser non seulement leur impact sur les espèces mais également sur leurs interactions, et d'analyser simultanément l'ensemble des espèces qui composent un écosystème, supports des services rendus par la biodiversité. Il s'agit là d'un vrai défi scientifique.

### 1.4 Intégrer les interactions entre espèces

*« Each level of biological integration offers unique problems and insights, and each level finds its explanations of mechanism in the levels below, and its significance in the levels above. »* G.A. Bartholomew

Les interactions entre espèces définissent l'« architecture de la biodiversité » (Bascompte & Jordano 2007). Les interactions biotiques telles que la prédation, le parasitisme, la compétition ou le mutualisme vont jouer un rôle important dans la stabilité et la résilience des écosystèmes (Ives & Carpenter 2007; Peralta *et al.* 2014), le maintien de la biodiversité (Bascompte, Jordano & Olesen 2006; Tylianakis *et al.* 2010) et sur la réponse des écosystèmes aux changements globaux (Brooker 2006; Suttle, Thomsen & Power 2007). En particulier, les interactions trophiques (c.à.d. « qui mange qui ? ») sont intimement liées à la structure et au fonctionnement des écosystèmes puisqu'elles déterminent la façon dont les organismes vont exploiter leurs ressources et le transfert de l'énergie à travers les niveaux trophiques (Paine 1980; Thompson *et al.* 2012; Peralta *et al.* 2014). Un grand nombre de fonctions de l'écosystème sont donc directement supportées par ce type d'interaction. Par exemple, la pollinisation repose sur les interactions plantes-pollinisateurs et le déclin des pollinisateurs (Kremen *et al.* 2007; Potts *et al.* 2010) attire de plus en plus l'attention quant au maintien de la production agricole (Tylianakis 2013; Garibaldi *et al.* 2016).

Les interactions entre les espèces qui composent une communauté sont particulièrement affectées par les changements globaux (Tylianakis *et al.* 2008). L'impact d'une perturbation sur un niveau trophique donné peut se répercuter sur d'autres niveaux trophiques (Wootton 1994) et sur le fonctionnement de l'écosystème tout entier (Soliveres *et al.* 2016) *via* des effets « *top down* » (les effets d'une perturbation affectant les niveaux trophiques supérieurs engendrent des répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs) ou « *bottom-up* » (les effets d'une perturbation affectant les niveaux trophiques inférieurs se répercutent aux niveaux trophiques supérieurs) (Haddad *et al.* 2009; Scherber *et al.* 2010; Borer, Seabloom & Tilman 2012) (Fig.4). Ainsi, il a été montré que les changements globaux pouvaient (i) modifier la force des interactions entre les plantes et les pollinisateurs ; (ii) affecter les organismes du sol et entraîner d'importantes répercussions sur les niveaux trophiques supérieurs et sur le fonctionnement de l'écosystème ; (iii) modifier l'abondance relative des espèces et la coexistence entre espèces ; (iv) augmenter la fréquence et la sévérité des effets de pathogènes sur les plantes et les animaux (Tylianakis *et al.* 2008). Si l'étude des effets des changements globaux nécessite d'intégrer les interactions trophiques, les mécanismes qui déterminent ces interactions sont encore peu connus et rarement considérées du fait de leur complexité (Gardner *et al.* 2009).



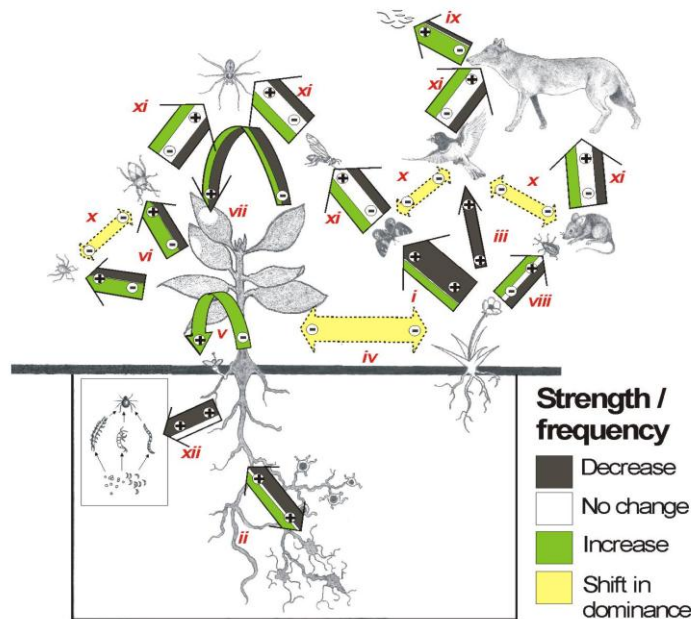


Figure 4. Effet des changements d'utilisation des terres sur d'importantes interactions biotiques. Cette figure a été réalisée à partir d'une synthèse de 688 publications qui examinaient les effets des changements globaux sur différentes interactions. En réponse à ces changements, la force ou la fréquence de ces interactions peut diminuer (noir), rester inchangée (blanc), augmenter (vert) ou il peut y avoir une inversion dans la dominance (jaune). La proportion de chaque couleur dans les flèches indique la proportion de publications qui reportent chacun de ces effets. La largeur des flèches correspond au nombre d'études considérées (Extrait de Tylianakis *et al.* 2008).

## 2. L'approche fonctionnelle : une approche intégrative pour comprendre les effets des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes

### 2.1 La biodiversité fonctionnelle support de la stabilité du fonctionnement des écosystèmes

Bien que le terme biodiversité soit souvent synonyme de diversité spécifique, il rassemble une multitude de concepts et de compartiments. Le patrimoine génétique d'une espèce fait partie de la biodiversité, tout comme la diversité des écosystèmes, des habitats ou encore des formes de vie ou des valeurs de traits au sein d'une communauté qui définissent la diversité fonctionnelle. La notion de diversité fonctionnelle provient de la nécessité de simplifier l'étude du vivant et d'appréhender sa complexité (Lavorel *et al.* 1997a). Cette idée date de Théophraste (300 avant JC) qui le premier classa les plantes en trois groupes basés sur leurs

---

caractéristiques morphologiques : arbre, buisson et herbe. En 1934, Raunkiaer classent les espèces de plantes en groupes selon des critères taxonomiques, physiologiques ou fonctionnels. L'hypothèse sous-jacente était que des espèces ayant des caractéristiques similaires auront des réponses et des effets similaires sur le fonctionnement des écosystèmes. Les différences entre individus d'un groupe sont donc considérées comme moins importantes que les différences entre groupes (Lavorel *et al.* 1997). Cependant, l'utilisation de ces groupes fonctionnels, basée sur des groupes définis de façon arbitraire, ne permet pas de capturer les effets de la diversité fonctionnelle sur les processus écosystémiques. En ignorant l'hétérogénéité intra-groupe et en considérant les espèces comme fonctionnellement redondantes (Petchey & Gaston 2006), l'effet de la diversité fonctionnelle peut être sous-estimé (Leps *et al.* 2006; Wright *et al.* 2006).

Par la suite, l'utilisation de traits quantitatifs et continus a permis de définir des axes de diversification fonctionnelle, permettant de placer les espèces le long de ces axes en fonction de leurs valeurs de traits ou attributs (Grime *et al.* 1997; Lavorel *et al.* 1997; Díaz *et al.* 2004; Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004, 2006; Díaz *et al.* 2016). Les traits fonctionnels sont alors définis comme toutes caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques quantifiées à l'échelle d'un individu, lui permettant de subsister dans son environnement (Lavorel *et al.* 1997; Violle *et al.* 2007). Bien que l'utilisation d'approches basées sur les traits fonctionnels ne soit pas nouvelle (Darwin & Wallace 1858; Warming & Vahl 1909; Raunkiaer & others 1934), elle s'est largement développée depuis 20 ans. Récemment, plusieurs avancées théoriques (e.g. Lavorel *et al.* 2013; Violle *et al.* 2014) et statistiques (e.g. Blonder *et al.* 2014; Enquist *et al.* 2015; Maire *et al.* 2015) élargissent le champ des possibles quant à l'application des traits en écologie, notamment pour appréhender les mécanismes impliqués dans la réponse des espèces à leur environnement et dans leur effet sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2008; Vandewalle *et al.* 2010).

De nombreuses études s'accordent sur le fait que, bien plus que la diversité spécifique, la diversité fonctionnelle est un élément clé du fonctionnement des écosystèmes (Tilman 1997; Hooper *et al.* 2005; Cadotte, Carscadden & Mirotchnick 2011; Gagic *et al.* 2015) car elle permet le maintien de nombreux services écosystémiques (Mouillot *et al.* 2011) et la résilience des écosystèmes face aux changements globaux (e.g. Valencia *et al.* 2015). Au sein d'une communauté, la diversité fonctionnelle correspond à l'identité, l'abondance et la

dispersion des valeurs de traits observées au sein des communautés (Mouillot *et al.* 2011). Plusieurs expérimentations visant à comprendre les liens entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont été conçues pour observer à la fois l'effet du nombre d'espèces mais aussi celui du nombre de groupes fonctionnels. Il ressort de ces études que les espèces ayant des traits similaires peuvent avoir un même effet sur une fonction de l'écosystème. C'est le principe de redondance fonctionnelle (Fig. 5) (Yachi & Loreau 1999; Laliberté *et al.* 2010). Ainsi, la perte d'une espèce ne provoque pas nécessairement un changement brutal dans le fonctionnement d'un écosystème si une autre espèce peut assurer la même fonction (Tilman 1997; Hooper & Dukes 2004; Hooper *et al.* 2005). Les écosystèmes ayant une forte redondance fonctionnelle sont donc supposés être plus résilients face aux perturbations (« *Insurance hypothesis* », Naeem 1998; Yachi & Loreau 1999).

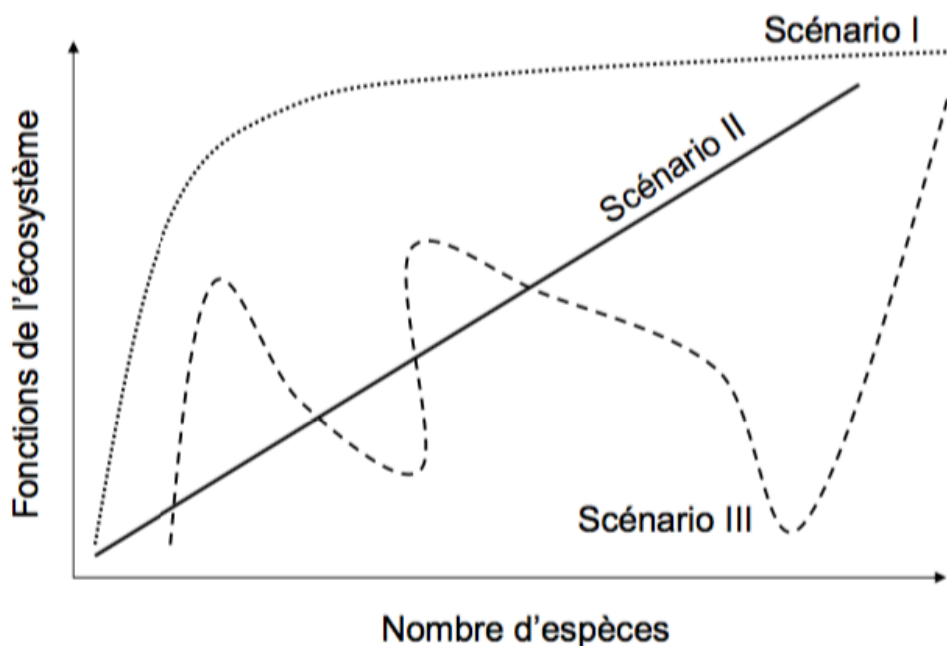


Figure 5. Effet de la diversité spécifique sur les fonctions de l'écosystème. Scénario I : *redondance fonctionnelle*, un petit nombre d'espèces suffit pour maintenir les fonctions essentielles de l'écosystème. Scénario II : *non équivalence*, chaque espèce possède un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème. Scénario III : *idiosyncrasie*, pas de relation directe entre le nombre d'espèces et le fonctionnement de l'écosystème (Adapté de Loreau, Naeem & Inchausti 2002).

---

Deux mécanismes ont été proposés pour expliquer la relation positive entre diversité fonctionnelle et fonctionnement des écosystèmes. D'une part, augmenter la diversité au sein d'un écosystème augmente les chances de sélectionner une espèce possédant des traits particuliers impliqués dans le fonctionnement des écosystèmes (Huston 1997; Huston *et al.* 2000). C'est le principe de « l'effet d'échantillonnage » ou « *sampling effect* ». D'autre part, la diversité fonctionnelle est associée à la complémentarité de niche qui suggère que le fonctionnement des écosystèmes est contrôlé par les différences de niche entre espèces, dans l'espace ou dans le temps, permettant une meilleure utilisation des ressources au sein de l'écosystème (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012) et maximisant le fonctionnement de l'écosystème (e.g en augmentant sa productivité, Sala *et al.* 1989; Naeem *et al.* 1994).

## 2.2 L'approche fonctionnelle pour intégrer des processus multi-échelles

Du fait de leur implication dans la réponse des organismes aux facteurs simples de l'environnement, les traits peuvent être utilisés comme des variables de substitution ou comme un proxy de la niche des espèces, définie alors comme un espace multidimensionnel où chaque trait correspond à un axe (Suding, Goldberg & Hartman 2003; Ackerly & Cornwell 2007; Gross, Suding & Lavorel 2007; Violle *et al.* 2007; Devictor *et al.* 2010). La niche écologique correspond à l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques assurant la survie et l'ensemble des fonctions de chaque espèce (Hutchinson 1957). Cette définition fait appel à deux concepts : la niche Grinnellienne (Grinnell 1917) qui correspond aux réponses d'une espèce à son environnement, et la niche Eltonienne (Elton 1927) qui regroupe les effets d'une espèce sur son environnement. Par extension, les traits fonctionnels reflètent les besoins écologiques d'un individu (traits de réponse, à l'échelle de l'individu) et déterminent également leur impact sur leur environnement (traits d'effets, à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème). Les traits permettent donc de transférer la réponse des espèces à celle des communautés face aux changements environnementaux (Wright *et al.* 2004), d'intégrer les mécanismes d'assemblage au sein de ces communautés (Grime 1965, 1974; Keddy 1992; Cornwell & Ackerly 2009; Maire *et al.* 2012) et de prédire leur effet retour sur d'importantes fonctions écosystémiques telles que la décomposition, la productivité primaire nette, la pollinisation ou l'herbivorie (Garnier *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2007; Deraison *et al.* 2015b; Martins, Gonzalez & Lechowicz 2015).

Etant mesurés à l'échelle individuelle, les traits peuvent ensuite être moyennés à l'échelle des communautés et pondérés par l'abondance de chaque espèce, permettant ainsi de caractériser la structure fonctionnelle de ces communautés (Violle *et al.* 2007). La valeur de trait moyen à l'échelle de la communauté est appelée trait agrégé (« *community weighted trait* » : CWT) et est calculée en pondérant la valeur de trait de chaque espèce par son abondance relative (Violle *et al.* 2007). Cet indice confère un poids plus important aux espèces dominantes de la communauté (i.e. hypothèse du « *mass ratio* », Grime 1998; Garnier *et al.* 2004). En complément, la dispersion des traits au sein d'une communauté (mesurée par exemple par la variance des distributions de traits observées au sein des communautés ; Enquist *et al.* 2015) caractérise la diversité fonctionnelle de cette communauté. Les métriques utilisées pour décrire la dispersion des traits sont multiples (Petchey & Gaston 2002; Mason *et al.* 2005; Laliberté & Legendre 2010). Par exemple, la distance fonctionnelle (Laliberté & Legendre 2010) est une métrique qui mesure le degré de chevauchement des valeurs de traits d'une communauté et rend compte de l'ensemble des dissimilarités fonctionnelles entre les espèces d'une même communauté, en les pondérant par leur abondance. Les mécanismes structurant la distribution des traits au sein d'une communauté reposent sur plusieurs théories (Fig. 6). L'une d'elle est la théorie du filtre d'habitat (Keddy 1992; Diaz, Cabido & Casanoves 1998) selon laquelle la composition des communautés résulte de filtres biotiques et abiotiques qui sélectionnent des espèces aux caractéristiques similaires (Grime 2006). Une deuxième théorie est la différenciation de niche qui avance que pour coexister les espèces peuvent également se différencier fonctionnellement les unes par rapport aux autres. Ainsi, la différenciation de niche permet aux espèces de limiter leurs interactions négatives en utilisant les ressources de façon complémentaire dans le temps et/ou l'espace (Maire *et al.* 2012).

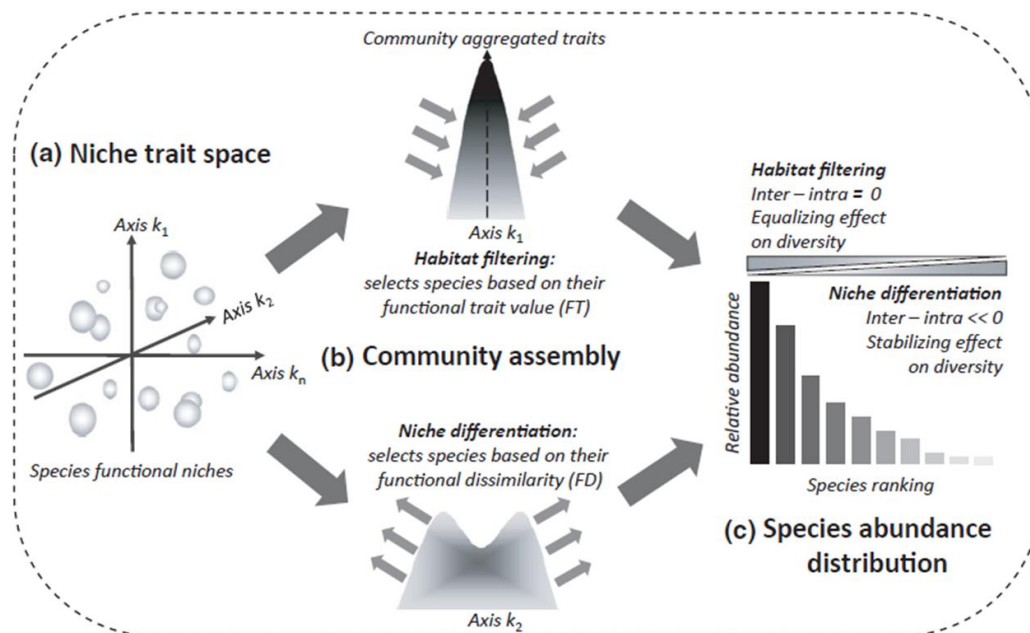


Figure 6. Schéma conceptuel des mécanismes structurant la distribution des traits (moyenne et variance) au sein d'une communauté : filtre d'habitat et différenciation de niche. (a) Espace fonctionnel : co-variation des traits le long de 3 axes définissant 3 dimensions indépendantes de la niche fonctionnelle des espèces ; (b) processus impliqués dans l'assemblage des communautés ; (c) abondance des espèces et distribution à l'échelle de la communauté (Extrait de Maire *et al.* 2012).

Les approches basées sur les traits constituent un outil essentiel pour étudier l'assemblage des communautés le long de gradients environnementaux (Keddy 1992; Cornwell & Ackerly 2009). Ces approches ont été particulièrement employées pour comprendre le rôle des processus déterministes, associés aux facteurs locaux biotiques et abiotiques, dans l'assemblage des communautés (e.g. Cornwell & Ackerly 2009; Götzenberger *et al.* 2012; Gross *et al.* 2013). Très récemment, il a été proposé d'élargir le champ d'application des traits fonctionnels à l'étude de processus agissant à plus large échelle (Lamanna *et al.* 2014; Violle *et al.* 2014).

Comprendre les effets des changements globaux sur la biodiversité nécessite de considérer différentes échelles spatio-temporelles (*cf* paragraphe 1.2). En effet, ces changements peuvent engendrer des perturbations à large échelle (e.g. fragmentation des habitats) qui vont affecter l'assemblage des communautés locales en réduisant le pool d'espèces régional ou en limitant la dispersion entre les communautés (e.g. Hillebrand & Blenckner 2002). Avec ces perturbations à large échelle, les phénomènes de dispersion peuvent jouer un rôle important dans la structuration des communautés (Venail *et al.* 2008; Stevens *et al.* 2014). La dispersion

correspond au déplacement d'une partie des individus hors de leur communauté pour s'implanter ailleurs. Ainsi, les espèces ayant des capacités de dispersion limitées ne pourront pas atteindre les zones d'habitat qui leur seraient favorables. A l'inverse, les espèces ayant des capacités de dispersion importantes pourront se maintenir et persister dans des environnements perturbés et transitoires, en générant d'importants flux de propagules. Ces phénomènes de dispersion peuvent affecter la distribution locale des espèces, avec des habitats laissés inoccupés par des espèces dispersant peu (Ehrlén & Eriksson 2000) et conditionner les interactions trophiques (Simonis & Ellis 2014). En considérant un ensemble de communautés locales reliées par des phénomènes de dispersion, la théorie des métacommunautés (Leibold *et al.* 2004) (Encadré B) permet d'intégrer à la fois les processus locaux et régionaux. A ce jour, cette théorie a été principalement appliquée pour décrire les

### Encadré B: Théorie des métacommunautés

Par extension de la définition d'une communauté, on définit une métacommunauté comme un ensemble de communautés reliées par des phénomènes de dispersion (Leibold *et al.* 2004). Quatre paradigmes théoriques ont été proposés pour tenter de caractériser les dynamiques d'assemblage des métacommunautés :

- Le paradigme « patch-dynamic » suppose que les patches d'habitat sont tous de qualité équivalente. Ces patches peuvent être occupés ou inoccupés. La diversité des communautés locales est limitée uniquement par la dispersion et les dynamiques spatiales sont déterminées par des processus locaux d'extinction et de colonisation.
- Le paradigme « species sorting » implique un effet très structurant de la qualité de l'habitat et de la quantité de ressources disponibles dans cet habitat. L'environnement est hétérogène (les différents patches d'habitat ne sont pas équivalents). Ce paradigme se rapproche de la théorie des niches écologiques (MacArthur 1958). La dispersion est également importante dans ce cas et permet aux organismes d'échapper aux perturbations (périodiques ou temporaires).
- Le paradigme « mass effect » implique un rôle prépondérant des processus de dispersion (Mouquet & Loreau 2002, 2003). L'environnement est hétérogène et les organismes auront des préférences écologiques différentes. Contrairement au paradigme « species sorting », l'assemblage de la métacommunauté est caractérisé par de fortes dynamiques entre les habitats « sources » et les habitats « puits ». Les organismes pourront se maintenir dans des patches qui ne leur sont pas favorables et les extinctions locales seront compensées par la dispersion.
- Le paradigme « neutre » suppose que les organismes sont équivalents et ne présentent pas de différences en termes de préférence d'habitats, de fitness ou de capacité de dispersion. Les métacommunautés sont donc principalement structurées par des processus stochastiques de colonisation, d'extinction, de spéciation et de dispersion.

Cependant, ces paradigmes ne sont pas toujours exclusifs. Ces paradigmes peuvent donc être pensés comme un continuum, opposant une structuration totalement stochastique (neutre) à une structuration complètement déterministe (Logue *et al.* 2011).

---

patrons de diversité taxonomiques (e.g. (Mouquet & Loreau 2003) ou phylogénétiques (e.g. Peres-Neto, Leibold & Dray 2012). Associer la théorie des métacommunautés et les approches basées sur les traits fonctionnels (par ex. Spasojevic, Copeland & Suding 2014) permettrait de déterminer la contribution relative des interactions trophiques et des processus de dispersion dans la structuration des communautés.

### 2.3 L'approche fonctionnelle pour généraliser les effets des changements d'utilisation des terres à différents niveaux trophiques

Les approches fonctionnelles se basent sur un postulat important qui est que les espèces ayant des traits similaires ont une même réponse à un facteur de l'environnement et un même effet sur l'écosystème (Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2003; Ackerly 2004; Wright *et al.* 2004; McGill *et al.* 2006; Lavorel *et al.* 2007). Ainsi, l'utilisation des traits fonctionnels a été proposée comme un moyen de simplifier la complexité apparente du vivant et de pouvoir généraliser et comparer les résultats d'études pour différents niveaux trophiques et différents écosystèmes (écologie comparative) (Lavorel & Garnier 2002; McGill *et al.* 2006; Shipley, Vile & Garnier 2006; Lavorel *et al.* 2007; Gámez-Virués *et al.* 2015). Cependant, une comparaison entre différents niveaux trophiques n'est cohérente que si l'on définit pour chaque niveau trophique des traits qui vont refléter des fonctions similaires, associées à la survie et la persistance des organismes dans leur environnement (Flynn *et al.* 2009).

Parce que le concept de niche écologique implique une multi-dimensionnalité (Hutchinson 1957), il a été proposé d'utiliser plusieurs traits fonctionnels simultanément pour appréhender les différentes dimensions de la niche et estimer des syndromes ou stratégies fonctionnelles (Sensu Grime 1973). Bien qu'il puisse exister des corrélations importantes entre traits, associées à des compromis, certains de ces traits peuvent être indépendants et sont donc susceptibles de refléter différentes dimensions de la niche écologique des espèces (Díaz & Cabido 1997). Par exemple, Westoby (1998) a montré chez les plantes que l'utilisation conjointe de traits fonctionnels liés à la hauteur, aux traits foliaires et aux caractéristiques reproductrices permettait de retrouver les différentes stratégies définies par Grime (1977). Ces syndromes fonctionnels sont bien moins connus chez les animaux mais différents traits associés à leur survie et à leur persistance peuvent être identifiés. Chez les plantes, la hauteur est un trait couramment utilisé car il est notamment impliqué dans l'acquisition des ressources (Díaz *et al.* 2016) et les interactions entre plantes (Gross *et al.* 2013; Kunstler *et al.* 2016). De



la même façon, la taille corporelle chez les animaux est associée à d'importantes fonctions telles que le métabolisme (Brown *et al.* 2004), la reproduction (Martin & Palumbi 1993) ou encore les interactions biotiques (Woodward *et al.* 2005; Pawar 2015).

Les traits liés à l'acquisition des ressources, impliqués dans les interactions trophiques, peuvent également constituer un axe de spécialisation important chez les animaux et apporter des informations essentielles quant à la réponse des organismes face aux changements d'utilisation des terres. Par ailleurs, la diversité des traits liés à l'acquisition des ressources dans un écosystème reflète la diversité des ressources disponibles et peut renseigner sur le fonctionnement d'un écosystème (Deraison *et al.* 2015b). Enfin, les traits de mobilité, liés à la dispersion des organismes, ont un rôle déterminant dans leur persistance (Bie *et al.* 2012; Rader *et al.* 2014; Kormann *et al.* 2015) (*cf* paragraphe 2.2). Bien que la dispersion chez les animaux soit associée à différents traits proximaux (e.g. pattes, ailes), comparer la diversité des traits de mobilité pour différents niveaux trophiques peut renseigner sur les effets des changements d'utilisation des terres, sur les flux d'individus entre métacommunautés (Bie *et al.* 2012) et la capacité d'un écosystème à préserver les organismes peu mobiles (Fig. 7). C'est l'approche que je vais développer dans cette thèse.

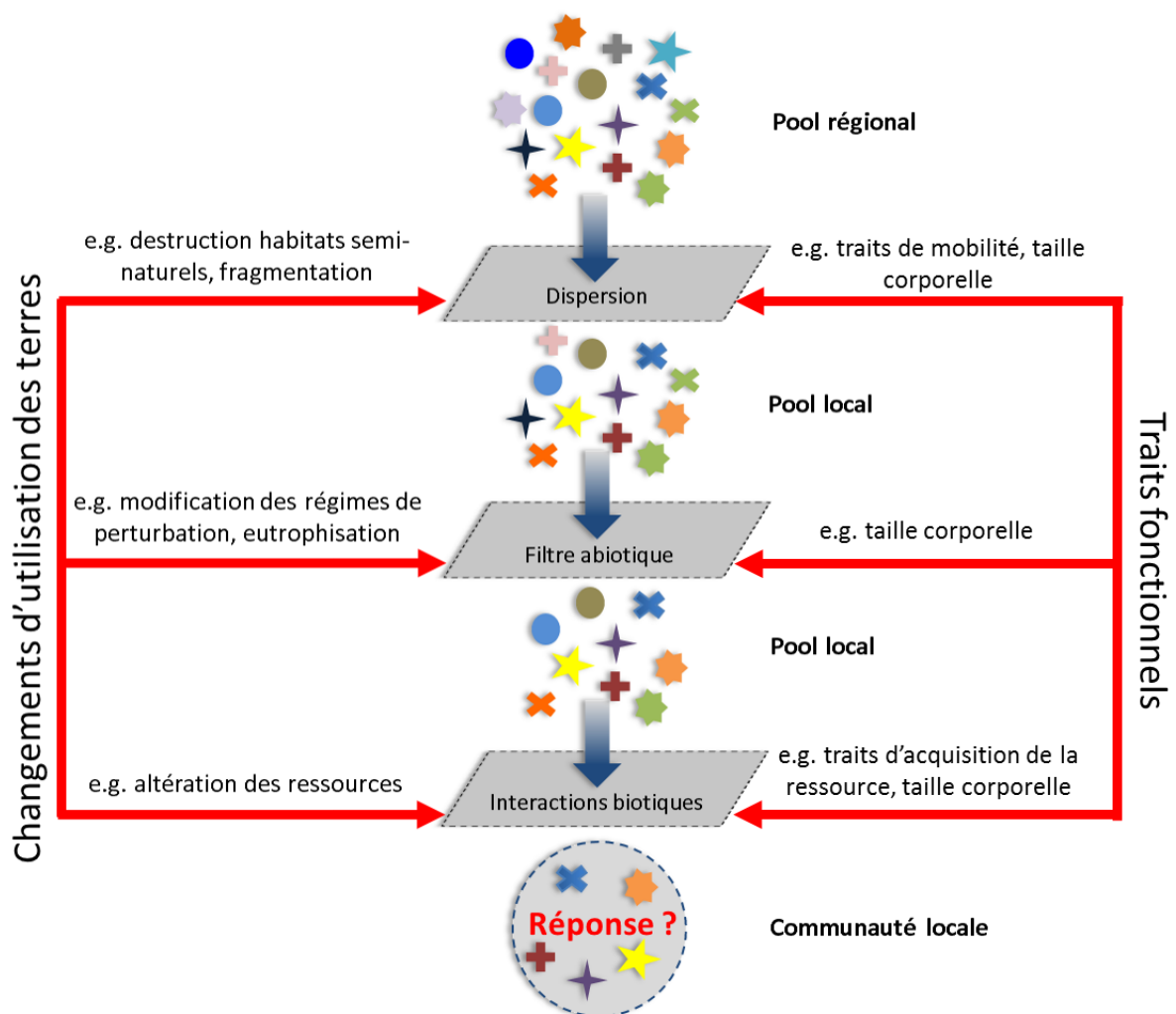


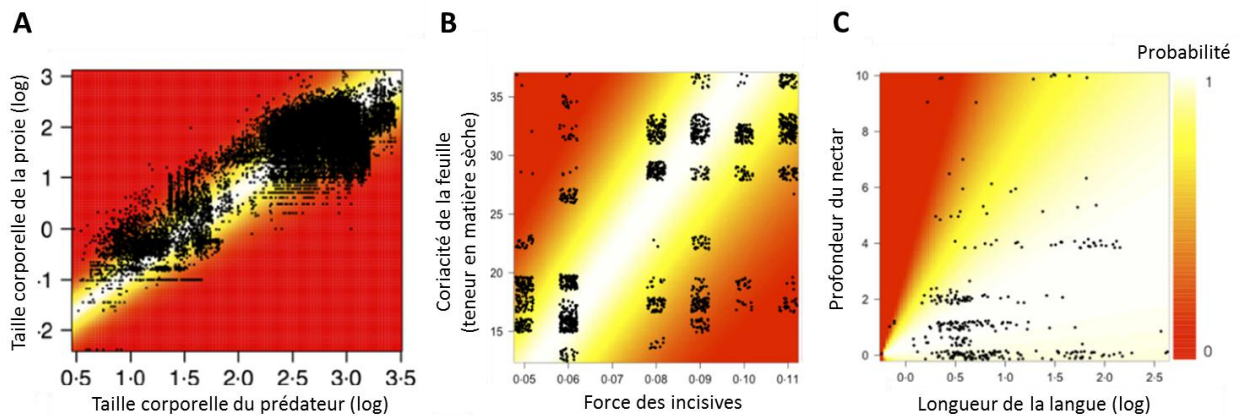
Figure 7. Schéma conceptuel illustrant l'implication des traits fonctionnels dans différents processus ayant lieu à différentes échelles.

#### 2.4 L'approche fonctionnelle pour comprendre les interactions trophiques

Un prérequis pour appréhender les mécanismes qui structurent un écosystème et qui définissent sa réponse aux changements d'utilisation des terres est de comprendre comment les organismes de cet écosystème vont interagir (*cf* paragraphe 1.4). L'utilisation des traits fonctionnels pour étudier les interactions biotiques et leurs conséquences à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème, a été principalement appliquée aux communautés de plantes (Gross *et al.* 2009, 2013; voir la revue de Funk & Wolf 2016).

Récemment, il a été proposé d'étendre l'utilisation des traits fonctionnels à l'étude des interactions entre deux niveaux trophiques adjacents (Reiss *et al.* 2009; Van der Plas, Anderson & Olff 2012; Lavorel *et al.* 2013; Bartomeus *et al.* 2016; Gravel, Albouy &

Thuiller 2016). Appliquer l'approche fonctionnelle à l'analyse des interactions trophiques requiert d'identifier les traits qui déterminent l'acquisition des ressources et les liens effectifs entre deux niveaux trophiques. Cette association entre les traits de deux niveaux trophiques est appelée « *trait-matching* » (Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016). Pour de nombreux organismes supérieurs, les traits impliqués dans le « *trait-matching* » ont été identifiés (Fig. 8), l'exemple le plus célèbre étant l'association entre la taille du bec chez les oiseaux et la taille du fruit qu'ils vont manger (Darwin 1962). Chez les poissons, la taille de la mâchoire du prédateur est associée à la taille de la proie qu'il va pouvoir ingérer (Cunha & Planas 1999). Les exemples de « *trait-matching* » sont moins nombreux parmi les invertébrés. Chez des insectes herbivores, il existe une relation positive entre la force des mandibules et la coriacité des feuilles des plantes dont ils vont se nourrir (Ibanez *et al.* 2013; Deraison *et al.* 2015a). De même, il a été montré que les pollinisateurs ayant une langue courte ne peuvent pas atteindre le nectar dans les fleurs dont la corolle est profonde (Kritsky 1991; Fontaine *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016). Bien que le « *trait-matching* » ait été identifié pour différents niveaux trophiques, son rôle dans la structuration des communautés reste encore à déterminer (Bartomeus *et al.* 2016).



**Figure 8.** Représentation des probabilités d'interaction entre : (A) les prédateurs et leurs proies, en fonction des tailles corporelles des prédateurs et des proies ; (B) les criquets et les plantes, en fonction de la force des incisives des criquets et de la teneur en matière sèche des feuilles chez les plantes ; (C) les pollinisateurs et les plantes, en fonction de la longueur de la langue des pollinisateurs et de la profondeur du nectar (Extrait de Bartomeus *et al.* 2016).

---

### 3. Le cas des milieux agricoles

#### 3.1 Evolution de l'utilisation des terres dans les milieux agricoles depuis le début du XX<sup>ème</sup> siècle

Avec l'accroissement des besoins des sociétés humaines, l'utilisation des terres dans les milieux agricoles s'est largement intensifiée au cours du XX<sup>ème</sup> siècle (Tilman *et al.* 2002). D'ici à 2050, la demande globale en production végétale pour la nourriture devrait doubler (Tilman *et al.* 2002), tandis que la demande en production d'énergie devrait continuer à augmenter (Barberi *et al.* 2010). Ces besoins croissants ont nécessité des changements drastiques dans nos modes de production agricole, ayant pour objectif essentiel de maximiser la production (Griffon 2006). En Europe, les pratiques intensives développées pour atteindre cet objectif sont responsables de nombreux effets négatifs sur le fonctionnement des agroécosystèmes (Benton, Vickery & Wilson 2003; DeFries, Foley & Asner 2004). Depuis la fin des années 1970, la diminution de la fertilité des sols liée à la surexploitation des terres arables a été suppléée par une augmentation considérable des quantités de fertilisants apportées (azote, phosphore, potassium), avec des conséquences dramatiques sur l'environnement (e.g. Tilman 1999). Par ailleurs, l'utilisation massive de pesticides a conduit à une contamination et une eutrophisation quasi-généralisée des milieux aquatiques de surface et souterrains, et a contribué à la pollution des sols et de l'atmosphère (Tilman 1999; Stoate *et al.* 2009). L'utilisation importante de pesticides a été désignée comme l'un des facteurs responsables de la perte en biodiversité et a entraîné le développement de résistances aux traitements chez des ravageurs et adventices de cultures (Brown & others 1958; Watson 2012). En matière de santé humaine, une prise de conscience des risques liés à l'utilisation de ces produits chimiques s'est développée ces dernières années, tant sur les risques encourus par les agriculteurs que par les consommateurs (e.g. (Eskenazi, Bradman & Castorina 1999; Martenies & Perry 2013; Abdollahi *et al.* 2014). Ajouté à cela, le nombre d'espèces cultivées s'est considérablement réduit et homogénéisé à l'échelle de la planète (Benton *et al.* 2003). Cette simplification a accru la vulnérabilité des cultures aux ravageurs, adventices et aléas climatiques, conduisant à une stagnation voire à une baisse des rendements également liée à la diminution de la fertilité des sols. Parallèlement, la surface totale utilisée par l'agriculture, la force de travail et le nombre d'exploitations agricoles ont diminué, tandis que la taille moyenne des exploitations a augmenté (Agreste 2011). Pour maintenir un certain niveau de

production agricole tout en diminuant la force de travail, les paysages agricoles ont été modelés pour faciliter l'exploitation des terres. Depuis les années 1960, les milieux agricoles ont donc subi de profonds changements, notamment par les remembrements. Ainsi, les haies et les bordures enherbées qui délimitaient les parcelles ont disparu progressivement pour permettre le regroupement des parcelles agricoles (Stoate *et al.* 2009) (Fig. 9). Par ailleurs, les éléments semi-naturels, tels que les prairies, ont été convertis en terres arables (Tschamtker *et al.* 2005). Par exemple, en France entre 1970 et 1997, ce sont 3.5 millions d'hectares de prairies permanentes qui ont été retournés au profit de cultures annuelles (Dussol, Hilal & Kroll 2003). Ces modifications ont conduit à une perte d'hétérogénéité des habitats à la fois au niveau spatial et au niveau temporel, à des environnements instables et de mauvaise qualité (Vickery *et al.* 2001) et à une altération des connexions entre les différents habitats de la matrice agricole conduisant à une importante fragmentation des paysages (Fahrig 2003).

En dépassant le seul cadre de la production agricole, cette conjugaison d'externalités négatives a mené à d'importants questionnements sociétaux sur les stratégies de production agricole intensive (Hails 2002; Foley *et al.* 2005; Porter *et al.* 2009). A l'échelle Européenne, ceci s'est traduit par le développement des mesures agroenvironnementales (MAE) et par un durcissement européen des réglementations sur l'utilisation des pesticides (e.g. Loi Labbé en 2014, Plan Ecophyto2025 en 2008 puis 2015). Par ailleurs, dans l'idée de mettre en place des pratiques qui tiennent compte des nouvelles demandes sociétales, le concept d'agroécologie s'est développé depuis les années 1970, avec l'idée de favoriser les synergies entre production agricole, biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Le Roux *et al.* 2009).

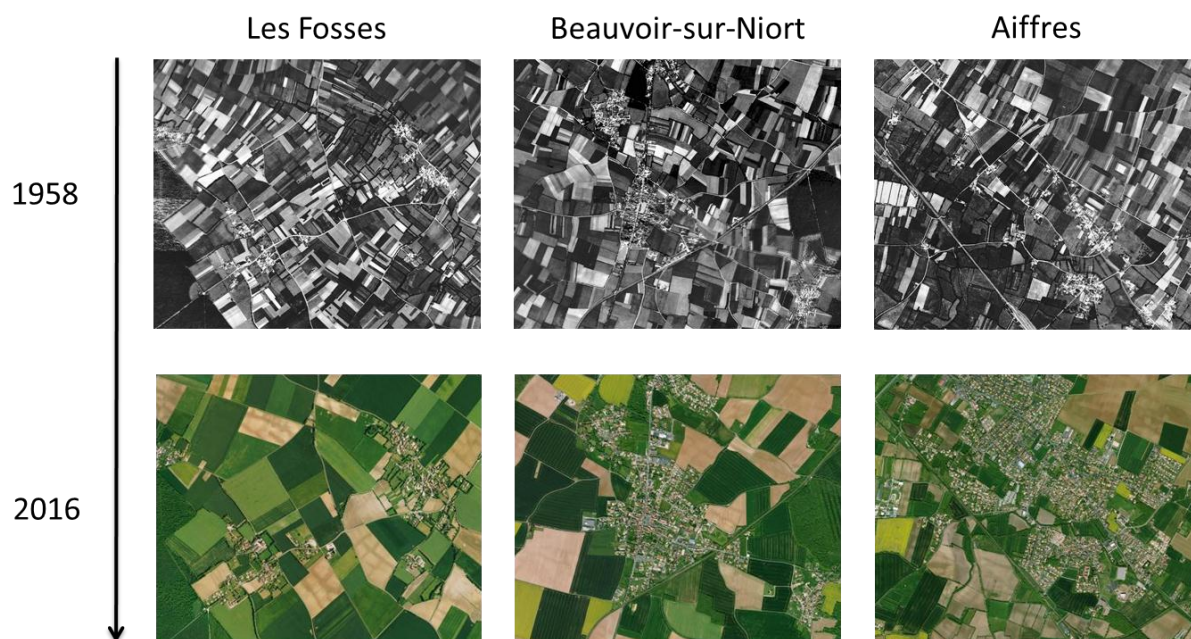


Figure 9. Evolution du paysage entre 1958 et 2016 autour de trois communes situées dans la zone atelier « Plaine et Val de Sèvre » en Poitou-Charentes : Les Fosses, Beauvoir-sur-Niort et Aiffres.

### 3.2 Vision théorique de la structuration spatiale et temporelle des milieux agricoles

Les milieux agricoles, ou agroécosystèmes, sont des écosystèmes modifiés par l'homme dans le but d'utiliser une partie de la matière organique produite (nourriture, fibres, biomasse). L'agroécosystème est par nature multi-échelles et les processus s'y déroulent à différents niveaux, pouvant ainsi affecter la structure des communautés aux échelles locale, parcellaire, paysagère voire régionale (Schweiger *et al.* 2005; Fahrig *et al.* 2011).

A l'échelle de la parcelle, les conditions environnementales biotiques et abiotiques définissent la qualité de l'habitat (Benton *et al.* 2003). L'assemblage d'habitats qui constituent les parcelles cultivées est plus ou moins hétérogène et forme les paysages agricoles. Ils peuvent être vus comme une mosaïque d'habitats favorables, de qualité variable, répartis dans une matrice d'habitats moins favorables (Roschewitz *et al.* 2005; Vandermeer, Perfecto & Schellhorn 2010; Fahrig *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2013). Les communautés appartenant aux patches d'habitat favorable ne sont pas indépendantes et, du fait des différences de qualités entre eux, des mouvements et des effets de voisinage entre les communautés peuvent survenir grâce à la dispersion des organismes (Dunning, Danielson & Pulliam 1992; Leibold *et al.* 2004). Ainsi, des habitats peu favorables, ou habitats « puits », situés à proximité d'habitats favorables, habitats « source », peuvent être occupés au moins

transitoirement du fait d'un flux d'individus venant des zones sources (i.e. processus de « *mass-effect* » développé dans la théorie des métacommunautés, encadré B, Leibold *et al.* 2004). Par ailleurs, lorsque la quantité d'habitat source est importante dans la mosaïque paysagère, les individus peuvent se répartir à faible densité sur l'ensemble de la surface en habitat disponible, par un « effet de dilution » (Tschardtke *et al.* 2012). Cette distribution sur une grande surface (*e.g.* dominance d'un habitat favorable) peut entraîner une réduction de la densité à l'échelle de la communauté locale (Parsa, Ccanto & Rosenheim 2011; Vasseur *et al.* 2013; Haenke *et al.* 2014). A l'inverse, lorsque la quantité d'habitat source diminue dans le paysage, les individus se concentrent dans les rares patches disponibles (« effet de concentration » – Tschardtke *et al.* 2012 ; Vasseur *et al.* 2013). La quantité d'habitat source dans le paysage est donc déterminante dans la structuration des communautés locales.

La structure spatiale des paysages peut être caractérisée par la diversité des types d'habitat dans le paysage (composition paysagère), par l'agencement spatial de ces habitats (configuration paysagère) ou encore par le degré de fragmentation du milieu, caractérisant la connectivité entre les habitats (Turner 1989; Dunning *et al.* 1992) (Fig. 10).

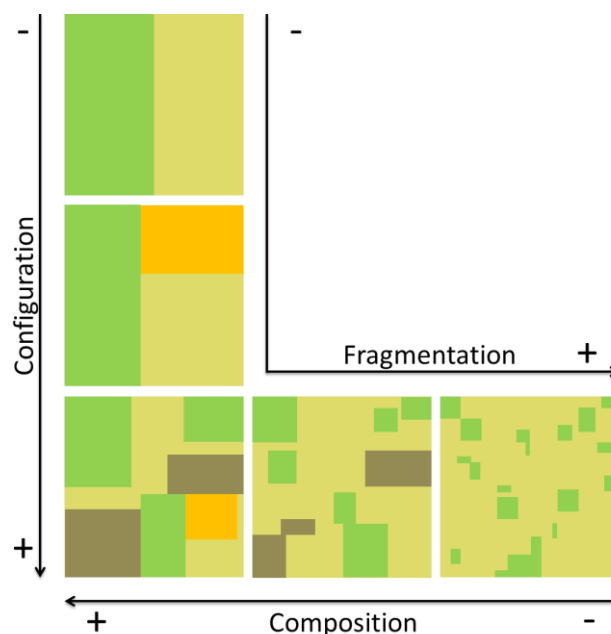


Figure 10. Principaux indices de structuration paysagère : composition (diversité des types d'habitat dans le paysage), configuration et fragmentation du paysage.

---

Au-delà leur structure spatiale, les paysages agricoles présentent une forte dynamique temporelle. Pour des grands pas de temps, cette dynamique est liée à l'évolution des modes d'utilisation des terres, associée à la simplification importante des paysages en termes de configuration (augmentation de la taille des parcelles et simplification de leur forme) et de composition (diminution des éléments semi naturels, urbanisation et diminution des surfaces cultivées). A plus petit pas de temps, la composition paysagère est sans cesse modifiée du fait de la rotation des cultures annuelles (Tscharntke *et al.* 2012). Ces dynamiques temporelles affectent la dispersion des organismes et les flux entre les communautés. Ainsi, dans le modèle théorique conceptualisé par Vandermeer *et al.* (2010), la qualité des habitats sources dépend de la « durée de vie » de cet habitat. La qualité des habitats puits va quant à elle déterminer l'importance des flux d'individus pouvant disperser en dehors de cet habitat.

Tandis que la majorité des études aux échelles paysagères se sont concentrées sur les effets de la répartition spatiale des habitats, peu d'entre elles considèrent de façon explicite ces dynamiques temporelles. En effet, on ne dispose pas toujours d'un recul temporel suffisant pour prendre en compte explicitement ces dynamiques et les suivis à longs termes sont rares. Ainsi, dans les paysages agricoles, la persistance des organismes et la structure des communautés dépendent d'une disponibilité en habitats favorables qui varie dans l'espace et dans le temps mais aussi des capacités de dispersion des organismes et des échanges dynamiques entre les communautés qui partagent un même espace. Une originalité de ce travail de thèse est d'analyser les effets des changements d'utilisation des terres ayant lieu à différentes échelles spatiales (locales et paysagère) mais également de tenir compte de la dynamique temporelle des paysages agricoles.

### 3.3 Effet des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité dans les milieux agricoles

Les changements d'utilisation des terres constituent le principal moteur de la perte de biodiversité dans les milieux agricoles (Sala *et al.* 2000). La biodiversité présente dans ces milieux est particulièrement altérée, notamment en Europe (Robinson & Sutherland 2002; Benton *et al.* 2003). La perte de biodiversité dans les agrosystèmes est générale (Kleijn *et al.* 2009) et touche les plantes, les invertébrés et les vertébrés, avec des effets en cascades au sein des réseaux trophiques. Les arthropodes y sont particulièrement menacés (Wilson *et al.* 1999; Donald, Green & Heath 2001; Tscharntke *et al.* 2005). Ils sont impactés par les pratiques



agricoles intensives à plusieurs échelles, dont les plus couramment étudiées sont celles de la parcelle et du paysage (Benton *et al.* 2003), celles aux échelles régionales et continentales étant plus difficile à évaluer (Le Roux *et al.* 2008).

A l'échelle locale, l'intensification des pratiques agricoles affecte la qualité des habitats, en modifiant la structure des sols, le microclimat, la disponibilité en ressources et les régimes de perturbations. Notamment, l'utilisation d'intrants tels que les fertilisants ou les pesticides a des effets indirects et directs sur les organismes (Benton *et al.* 2002; Tilman *et al.* 2002). Par exemple, l'ajout de fertilisants impacte la composition physico-chimique des sols (Vitousek *et al.* 1997; Tilman *et al.* 2002). Cela peut également entraîner une diminution de la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés végétales (Gough *et al.* 2000; Mittelbach *et al.* 2001; Suding *et al.* 2005). En effet, la fertilisation peut favoriser des espèces caractérisées par une forte vitesse de croissance (i.e. forte surface spécifique foliaire) qui vont exclure les espèces moins compétitives (Grime 2006; Gerhold *et al.* 2013). Ces effets sur la structure fonctionnelle des communautés végétales peuvent impacter d'autres niveaux trophiques en modifiant la diversité des ressources disponibles (e.g. Moretti *et al.* 2013 pour les herbivores, Kleijn *et al.* 2009 ; Weiner *et al.* 2014 pour les pollinisateurs, Billeter *et al.* 2008; Concepción *et al.* 2016 pour les oiseaux) ou en modifiant la structure spatiale de l'habitat (Gross *et al.* 2010; Kéfi *et al.* 2012). L'utilisation intensive de traitements pesticides peut quant à elle agir directement sur la mortalité des individus, ciblés ou non ciblés, et altérer d'importants services écosystémiques (Geiger *et al.* 2010). Il a par exemple été montré récemment que les néonicotinoïdes (famille d'insecticides) avaient des effets négatifs directs sur différents types d'organismes (Henry *et al.* 2012; Sánchez-Bayo 2014; Rundlöf *et al.* 2015). Chez les abeilles domestiques, il a été mis en évidence que le risque de mortalité des butineuses augmentait dans les ruches proches de parcelles traitées à cet insecticide (Henry *et al.* 2015). Enfin, les perturbations récurrentes à l'échelle locale telles que le labour peuvent impacter les processus d'assemblage des communautés (Mouquet *et al.* 2003) en contraignant les organismes à disperser pour retrouver un habitat favorable. La part relative des processus déterministes par rapport à celle des processus stochastiques pour expliquer l'assemblage des communautés peut en être modifiée (Fukami *et al.* 2005).

Indépendamment des pratiques locales, la simplification des paysages agricoles constitue une cause importante du déclin de la biodiversité dans ces milieux (Fahrig 2003; Tschardtke *et al.* 2012) et menacent de multiples services écosystémiques (e.g. pollinisation, contrôle

---

biologique) (Mitchell, Bennett & Gonzalez 2015). Ce déclin est pour grande partie dû à la destruction des habitats semi-naturels qui constituent des habitats sources et des réservoirs de biodiversité dans les milieux agricoles (e.g. Larsen *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015, 2016). La destruction des habitats favorables entraîne une réduction du pool d'espèces disponible à l'échelle paysagère et limite la dispersion entre les communautés, affectant ainsi tous les niveaux trophiques, des plantes (Purschke *et al.* 2014; Concepción *et al.* 2016) aux oiseaux (Andren 1994). Par ailleurs, la fragmentation des habitats va perturber les mécanismes de dispersion entre les communautés (Tschardtke *et al.* 2012).

A cela s'ajoute le fait que les changements d'utilisation des terres perturbent les interactions entre espèces. Il a par exemple été montré que la raréfaction des habitats semi-naturels et l'intensification des pratiques agricoles affectaient les interactions plantes-pollinisateurs en impactant le pool d'espèces de plantes et leur reproduction (Aguilar *et al.* 2006; Clough *et al.* 2014), ce qui entraîne une diminution des ressources (nectar et pollen) pour les abeilles (Cussans *et al.* 2010; Baude *et al.* 2016). Par ailleurs, les changements d'utilisation des terres vont affecter tout particulièrement les hauts niveaux trophiques, tels que les prédateurs, ce qui peut bénéficier aux herbivores et ainsi conditionner les interactions plantes-herbivores (Bascompte & Solé 1998; Tschardtke & Brandl 2004; Voigt, Perner & Hefin Jones 2007). Les effets des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité peuvent donc être décuplés en se répercutant le long des chaînes trophiques (Magrath *et al.* 2014).

## 4. Les prairies, des habitats clés pour la biodiversité dans les paysages agricoles

### 4.1 Multifonctionnalité des prairies

Les prairies sont le support d'un grand nombre de fonctions et agrègent des enjeux environnementaux, agronomiques et sociétaux. Outre leurs fonctions agronomiques liées à la production de fourrage ou au pâturage, les prairies assurent des fonctions de régulation importantes, telles que la limitation de l'érosion des sols, la séquestration du carbone et l'immobilisation de l'azote (Lemaire, Wilkins & Hodgson 2005), ainsi que des fonctions patrimoniales liées à la conservation de l'esthétique du paysage (Fig. 11) (Hopkins & Holz 2006). De plus, les prairies se distinguent radicalement des cultures annuelles puisque le niveau et la fréquence des perturbations y sont plus faibles. Dans les paysages agricoles en

particulier, la durée de vie des prairies est, dans la majorité des cas, bien supérieure à celle des cultures annuelles qui subissent chaque année une destruction totale par le labour. Ainsi, la structure de l'habitat prairial et la quantité de ressources disponibles y sont plus stables. De ce fait, les prairies constituent des habitats sources importants, qui permettent le maintien de la biodiversité (Newbold *et al.* 2016) et des services écosystémiques (Larsen *et al.* 2005; Chaplin-Kramer *et al.* 2011; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015) non seulement dans ces milieux mais aussi dans la matrice paysagère. Les prairies abritent des communautés d'arthropodes diverses qui assurent de nombreuses fonctions comme la pollinisation, le contrôle biologique ou sont le support des réseaux trophiques. Ces fonctions sont assurées au-delà du périmètre de la prairie et contribuent au fonctionnement de l'agroécosystème dans son ensemble. Il a par exemple été montré que le service de pollinisation dans les cultures annuelles était plus impacté par la quantité de prairies dans le paysage que par l'intensité des pratiques agricoles à l'échelle locale (Garibaldi *et al.* 2011).



**Figure 11. Prairie et esthétique du paysage. Les prairies dans l'œuvre de Claude Monet.**

Bien que le rôle multifonctionnel des prairies soit largement admis (e.g. Lemaire *et al.* 2005; Hopkins & Holz 2006; Garibaldi *et al.* 2011), il reste aujourd'hui peu quantifié. Par ailleurs, toutes les prairies ne contribuent pas de façon équivalente à la réalisation des fonctions écosystémiques. Cette contribution dépend notamment de la diversité des communautés végétales en place (Hopkins & Holz 2006; Cardinale *et al.* 2012), c'est-à-dire de la qualité des habitats. Ainsi, des communautés végétales diverses sont plus aptes à maintenir différentes fonctions écologiques comme la production primaire, la couverture végétale, la structure du sol (Tilman & Downing 1996; Spehn *et al.* 2005; Roscher *et al.* 2013). D'autre part, elles abritent des communautés animales plus diverses qui garantissent à

leur tour différentes fonctions (Schaffers *et al.* 2008; Scherber *et al.* 2010; Rzanny, Kuu & Voigt 2012; Deraison *et al.* 2015a). En effet, des communautés de plantes diverses sont structurellement complexes et offrent spatialement et temporellement une plus grande diversité de niches, en terme de ressources mais aussi de microclimat et de protection vis-à-vis des prédateurs, ce qui peut favoriser la diversité par ces processus de complémentarité de niche.

#### 4.2 Des habitats qui n'échappent pas aux effets des changements d'utilisation des terres

Les changements d'utilisation des terres affectent tous les biomes mais les prairies sont particulièrement concernées (Sala *et al.* 2000) et la biodiversité dans ces milieux est extrêmement menacée (Fig. 12). Dans une étude récente, Newbold *et al.* (2016) ont montré que la diversité spécifique est en moyenne 20% plus faible dans les prairies gérées intensivement que dans les prairies gérées de façon extensive.

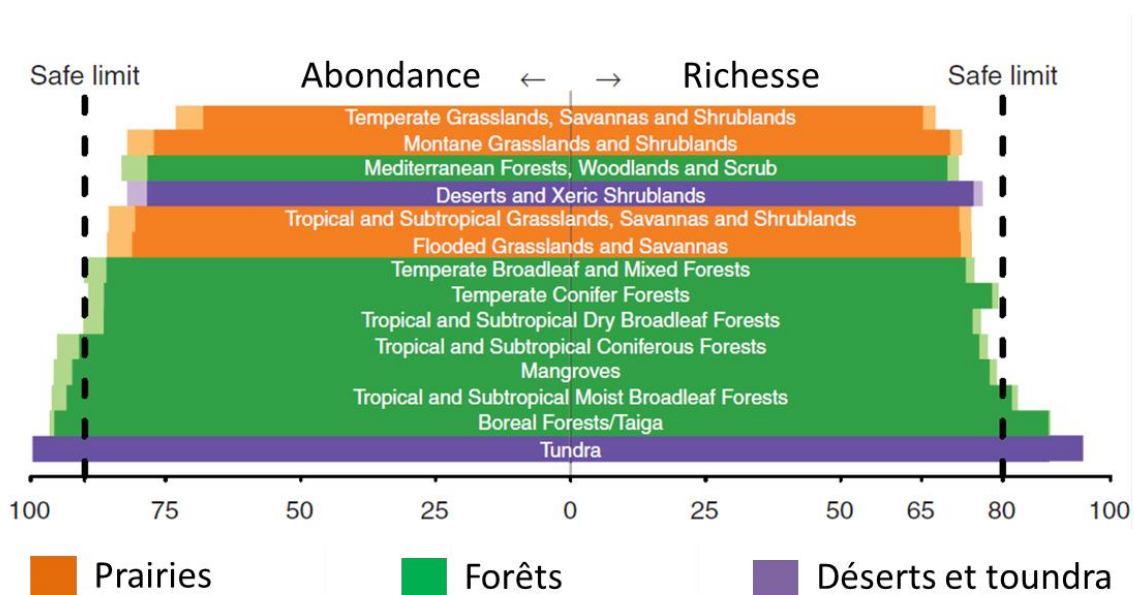


Figure 12. Biodiversité qui n'a pas été impactée par les changements d'utilisation des terres en termes d'abondance totale (à gauche) et de richesse spécifique (à droite) pour chacun des 14 biomes terrestres (Extrait de Newbold *et al.* 2016).

Avec le remembrement et la conversion des éléments semi-naturels en terres arables, la quantité de prairie dans les paysages agricoles a fortement diminué au cours des dernières

décennies (Fig. 13) (WallisDeVries, Poschlod & Willems 2002; Kormann *et al.* 2015). Dans la zone atelier « Plaine et Val de Sèvre » située en aquitaine-Limousin-Poitou-Charentes, première région agricole de France, les prairies occupaient 60% des parcelles agricoles en 1970 tandis qu'elles n'occupent aujourd'hui plus que 12% de la surface. Ajouté à cela, les prairies gérées de façon extensive ont été progressivement remplacées par des prairies productives gérées intensivement et semées avec un faible nombre d'espèces ayant des traits similaires (e.g. forte tolérance à la fauche, courte période de floraison, forte vitesse de croissance) (Wesche *et al.* 2012). Par ailleurs, les pratiques de gestion se sont intensifiées et les perturbations sont de plus en plus fréquentes. Notamment, les prairies sont intégrées dans les rotations culturales et leur durée de vie est de plus en plus courte, ce qui peut affecter la diversité des communautés locales (Fukami *et al.* 2005). De nombreuses études ont cherché à décrire les effets de l'intensification de ces pratiques sur la diversité spécifique ou fonctionnelle des prairies et elles montrent assez généralement un effet négatif (Zulka *et al.* 2014; Allan *et al.* 2014; Kormann *et al.* 2015; Blüthgen *et al.* 2016). Cependant, les réponses des différents taxons sont souvent idiosyncratiques et peuvent être divergentes. Par exemple, l'augmentation du nombre de fauches dans une prairie a des effets négatifs sur les herbivores, les lépidoptères et les araignées, tandis qu'elle n'a pas d'effets, voire des effets positifs sur les hyménoptères et les coléoptères (Wilson *et al.* 1999).

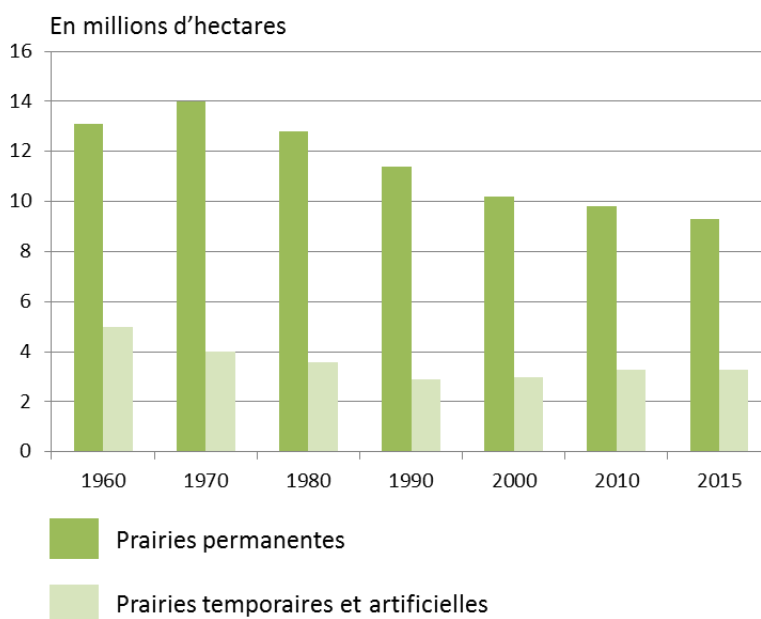


Figure 13. Evolution de la surface en prairie en France entre 1960 et 2015 (source : Agreste, Statistique Agricole Annuelle).

#### 4.3 Comment maintenir des prairies diverses dans les milieux agricoles ?

Au vu de l'intérêt porté aux prairies dans le cadre du maintien de la biodiversité, plusieurs pays ont mis en place des mesures pour promouvoir le maintien des prairies dans les milieux agricoles (Kleijn & Sutherland 2003; Jeangros *et al.* 2004; Kleijn *et al.* 2006). Par exemple, les prairies extensives pouvant être moins profitables d'un point de vue économique que les prairies gérées de façon conventionnelle, des mesures agroenvironnementales ont été mises en place en Europe pour dédommager financièrement les exploitants (Peach *et al.* 2001; Uthes & Matzdorf 2013). Ceci permet également de maintenir des pratiques traditionnelles et extensives de gestion de ces écosystèmes. Car si l'intensification de l'utilisation des terres a été identifiée comme l'un des facteurs qui engendrent le plus de perte en biodiversité dans les prairies tempérées, l'abandon total de la gestion des prairies peut également avoir des effets néfastes sur la biodiversité qu'elles abritent (Uchida & Ushimaru 2014).

Plusieurs études ont mis en évidence des effets positifs des MAE sur la biodiversité (e.g. Bengtsson, Ahnström & Weibull 2005; Kleijn *et al.* 2006; Garibaldi *et al.* 2011; Batáry *et al.* 2015). Cependant, ces effets sont extrêmement dépendants du groupe taxonomique considéré, de la mise en œuvre de la gestion et du type d'exploitation agricole (Garibaldi *et al.* 2011). Notamment, il a été montré que ces mesures ne bénéficiaient pas aux espèces rares ou aux

espèces menacées (Kleijn *et al.* 2006). Par ailleurs, l'efficacité de ces mesures est en grande partie déterminée par la structure du paysage. Par exemple, Concepción, Díaz & Baquero (2008) suggèrent que l'efficacité des MAE dépend de la complexité du paysage. On observerait ainsi peu d'effet dans les paysages simplifiés soit parce que les MAE seraient insuffisantes pour rétablir la biodiversité dans des paysages trop intensifs, soit parce que le pool d'espèces régional serait trop faible pour recoloniser ces milieux. De la même manière, l'effet serait nul dans les milieux très complexes, qui seraient déjà saturés en espèces, ou dans lesquels la recolonisation serait continue du fait de la taille importante du pool d'espèces régional (Tscharrntke *et al.* 2005; Concepción *et al.* 2008).

## 5. Objectifs de la thèse et démarche générale

Comprendre comment la biodiversité des prairies dans son ensemble répond aux perturbations agricoles à différentes échelles spatiales et temporelles est crucial pour la conservation de la biodiversité dans les milieux agricoles mais aussi pour le maintien d'importants services écosystémiques rendus à l'échelle paysagère. Cette question constitue un véritable challenge puisqu'elle nécessite (i) la prise en compte de processus oeuvrant à différentes échelles spatiales et temporelles ; (ii) de déterminer la part relative des processus locaux, paysagers et historiques ; (iii) d'adopter une approche intégrant différents groupes taxonomiques et leurs interactions. A ce jour, une description explicite de la diversité fonctionnelle des prairies, en considérant différents niveaux trophiques, n'a encore jamais été réalisée dans les milieux agricoles intensifs.

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes attachés à analyser les effets des changements d'utilisation des terres à différentes échelles spatiales et temporelles sur la diversité fonctionnelle au sein de différents niveaux trophiques. Pour ce faire, nous avons défini des métriques pertinentes permettant de caractériser l'intensification de l'utilisation des terres aux échelles locales et paysagères, notamment en posant l'hypothèse que l'histoire des paysages et leur dynamique de transformation avaient une influence sur la biodiversité qu'ils hébergent.

Mes travaux se sont appuyés sur des données récoltées dans la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre », une plaine agricole intensive de 450 km<sup>2</sup> située dans l'ouest de la France. La diversité fonctionnelle prairiale a été décrite à partir de trois types de traits morphologiques reflétant des fonctions essentielles à la survie et à la persistance de différents organismes : un trait lié à la taille, un trait lié à la mobilité et un trait lié à l'acquisition des ressources. Ces

---

traits ont été caractérisés pour sept groupes taxonomiques (cinq niveaux trophiques) associés à d'importantes fonctions écosystémiques telles que la production primaire (plantes), la décomposition de la matière organique et les cycles du carbone et de l'azote (criquets), la pollinisation (abeilles sauvages et syrphes), le contrôle biologique (carabes et araignées) ou ayant une forte valeur patrimoniale (oiseaux). Une originalité de mon travail est d'avoir cherché à produire une analyse globale intégrant l'ensemble des taxons, ce qui permet d'approcher la complexité des systèmes naturels et la recherche de compromis entre les fonctions que ces taxons remplissent.

Ce travail de thèse se décompose en quatre chapitres (Fig. 14) :

- Dans un premier temps (Chapitre 1), nous avons cherché à comprendre comment l'intensification des pratiques agricoles à l'échelle locale, la composition et l'histoire du paysage affectent différentes facettes de la biodiversité au sein de multiples niveaux trophiques (producteurs primaires, herbivores, mutualistes, prédateurs et top-prédateurs). En se basant sur l'hypothèse que les espèces ayant des traits similaires auront une même réponse aux changements d'utilisation des terres, nous avons utilisé une approche fonctionnelle en considérant différents types de traits pour généraliser les effets de l'intensification agricole à travers les différents niveaux trophiques. Nous avons ainsi développé un index synthétique, intégrant la diversité fonctionnelle de différents groupes taxonomiques, afin de déterminer les conditions environnementales et paysagères qui optimisent la biodiversité au sein des différents niveaux trophiques.

- Dans un second temps, nous avons cherché à identifier les mécanismes impliqués dans la réponse particulière des insectes herbivores et mutualistes aux changements d'utilisation des terres. Pour cela, nous nous sommes intéressés aux effets de la diversité fonctionnelle des communautés végétales prairiales sur les communautés de criquets (Chapitre 2) et d'abeilles sauvages (Chapitre 3). Nous avons cherché à comprendre comment le « *trait-matching* » entre les communautés de plantes et les communautés de criquets ou d'abeilles sauvages expliquait la structure fonctionnelle de ces dernières. Cette question est particulièrement pertinente dans les milieux perturbés par l'activité agricole, puisque la diversité de traits liés à l'acquisition des ressources peut informer sur la diversité des ressources disponibles, et sur leur capacité à maintenir des communautés animales diverses. Dans ces deux derniers chapitres, nous avons



donc quantifié la part relative du « *trait-matching* » entre les plantes et les criquets (Chapitre 2) ou les abeilles sauvages (Chapitre 3) dans la structuration des communautés de ces insectes, ainsi que la part relative de l'intensification agricole œuvrant à différentes échelles spatiales (local vs paysage) et temporelles (présent vs histoire du paysage). Dans le troisième chapitre, nous avons également testé comment l'intensification agricole perturbe le « *trait-matching* » entre les plantes et les abeilles sauvages. Nos hypothèses sont que (i) la composition fonctionnelle des communautés de plantes détermine la structuration fonctionnelle des communautés de criquets ou d'abeilles sauvages, d'après le « *trait-matching* » existant entre ces animaux et leurs ressources ; (ii) l'intensification agricole perturbe ce « *trait-matching* » et modifie son importance relative dans la structuration des communautés d'insectes herbivores ou mutualistes.

- Dans dernier chapitre (Chapitre 4), nous avons cherché à quantifier l'effet de mesures de restauration de la biodiversité dans les milieux agricoles (c.à.d. Mesures Agro Environnementales) sur la diversité fonctionnelle des communautés de plantes prairiales. Pour cela, nous avons cherché à évaluer les effets locaux et paysagers des changements d'utilisation des terres et l'efficacité des mesures agro environnementales sur la diversité fonctionnelle des communautés de plantes. Notre hypothèse est que la diversité fonctionnelle des communautés locales dépend de facteurs locaux et paysagers, et diminue avec le gradient d'intensification. A l'échelle du territoire, notre hypothèse est que la variabilité de structure fonctionnelle des communautés de plantes prairiales dépend de la diversité de leurs modes de gestion et des paysages dans lesquelles elles s'insèrent, notamment de la nature des Mesures Agro Environnementales qui y sont déployées et de leur quantité dans le paysage.

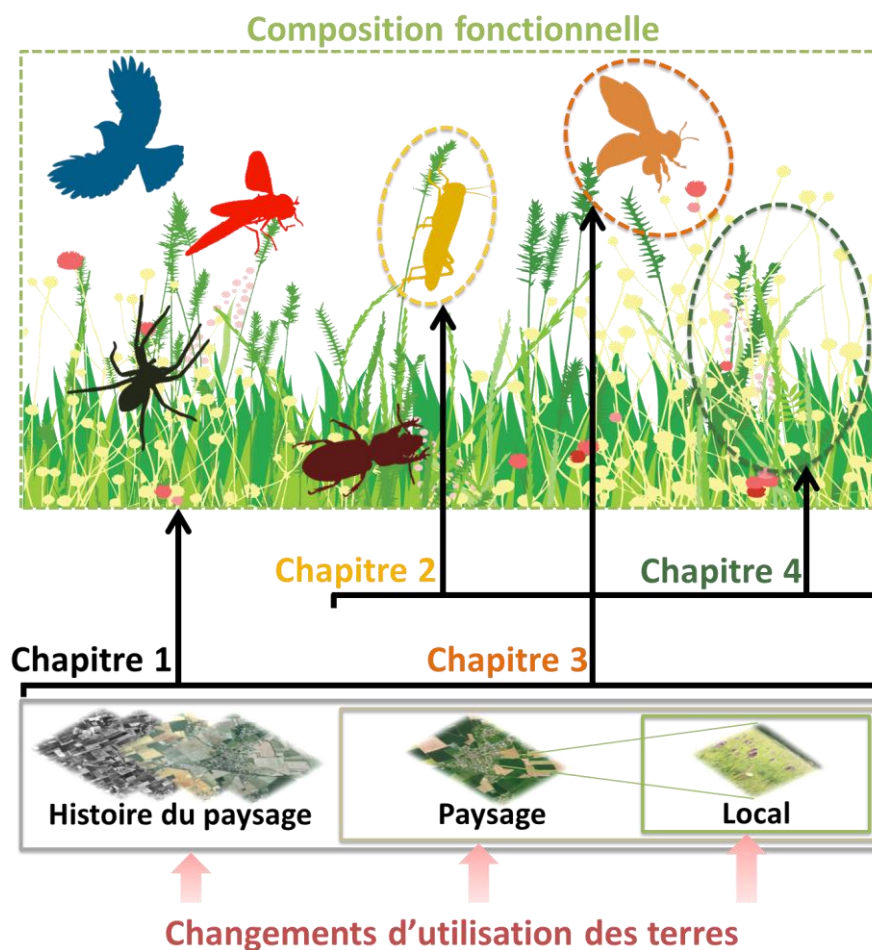


Figure 14. Représentation schématique des différents objectifs abordés dans les quatre chapitres de cette thèse. Chapitre 1 : comment l'intensification des pratiques agricoles à l'échelle locale, la composition et l'histoire du paysage affectent différentes facettes de la biodiversité au sein de multiples niveaux trophiques (producteurs primaires, herbivores, mutualistes, prédateurs et top-prédateurs) ? Chapitre 2 : quelle est l'importance relative du « *trait-matching* » entre les communautés de plantes et de criquets par rapport à celle de l'intensification agricole, aux échelles locales et paysagères, dans la structuration des communautés de criquets ? Chapitre 3 : comment l'intensification agricole à différentes échelles spatiales et temporelles affecte-t-elle le « *trait-matching* » entre les plantes et les abeilles sauvages ? Chapitre 4 : quels sont les effets des modes de gestions locales et du contexte paysager sur la diversité des communautés de plantes ?



# METHODES

---







## 1. Zone d'étude

J'ai effectué mes travaux de thèse au sein de la « Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre » (ZAPVS) située dans l'ouest de la France en Poitou-Charentes, dans le sud du département des Deux-Sèvres (Fig. 1). La ZAPVS couvre une superficie d'environ 430 km<sup>2</sup> d'une plaine agricole intensive, principalement dédiée à la production de céréales (39% de la surface totale de la ZAPVS en 2014), de tournesol (10% de la surface totale en 2014), de colza (9% de la surface totale en 2014) et de maïs (9% de la surface totale en 2014). Elle regroupe 450 exploitations, représentant au total environ 11000 parcelles. Cette Zone Atelier fait l'objet de suivis à longs termes des pratiques agricoles et de la biodiversité. L'assolement des terres y est relevé annuellement depuis 1994. Le type de culture à l'échelle de la parcelle, ainsi que les routes ou chemins, les forêts, les rivières ou les haies sont géoréférencés au sein d'une base de données, couplée à un système d'informations géographiques (SIG) (QGIS Development Team 2013). On distingue dans cette zone deux grands types de sols : (i) les terres de groies sont les plus fréquentes et recouvrent environ 75% de la surface des terres. Ce sont des sols superficiels (10 à 25 cm) argilo-limoneux et calcaires ayant une faible réserve utile et un pH élevé (>7,8) ; (ii) les terres rouges à châtaigner, constituées de 30 à 80 cm de limons sur des argiles rouges profondes et acides, ayant une bonne réserve utile.

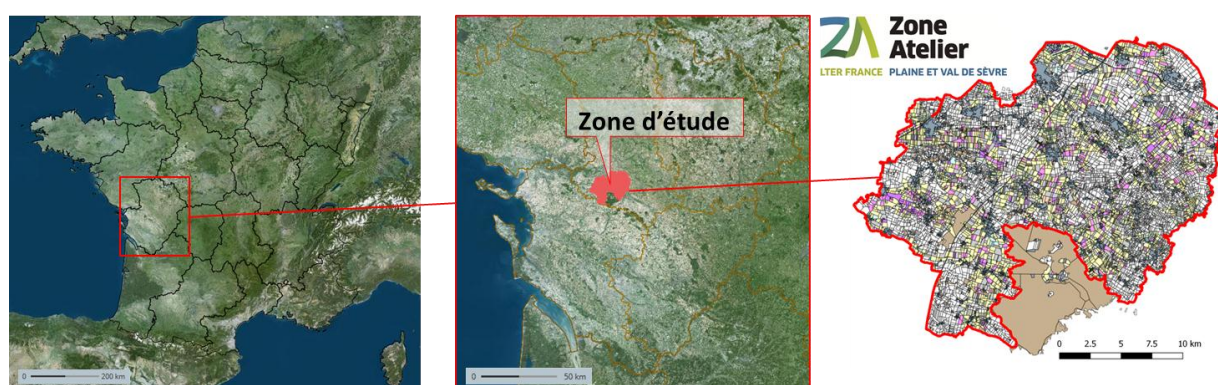


Figure 1. Localisation de la zone d'étude, la « Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre ».

Les plaines agricoles de la région Poitou-Charentes abritent une grande richesse biologique, notamment en espèces ayant une valeur patrimoniale. Dans les Deux Sèvres, la plaine de Niort Sud-est accueille 17 espèces d'oiseaux menacées à l'échelle européenne, dont l'outarde canepetière, l'œdicnème criard, le hibou des marais, le busard cendré, le busard Saint-Martin et le busard des roseaux. Le constat du déclin de l'outarde canepetière et d'un

cortège d'oiseaux de plaine a conduit progressivement à la mise en place d'une Zone de Protection Spéciale (ZPS) Natura 2000. La ZPS Plaine de Niort Sud-Est est l'un des rares sites Natura 2000 à avoir été désignés en zone d'agriculture intensive. L'objectif de ce site est de mettre en place des actions de conservation de la biodiversité tout en maintenant une activité agricole. Ainsi, le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé est l'opérateur de la contractualisation des MAE et différents types de MAE ont été mises en place, principalement à partir de 2005. Actuellement, près d'un tiers de la surface de la zone d'étude est occupé par des parcelles sous contrat MAE (dont celles des exploitations en agriculture biologique et celles associées à d'autres enjeux environnementaux, notamment la ressource en eau, voir Chapitre 1).

Au cours des dernières décennies, l'intensification de l'agriculture et la spécialisation dans les grandes cultures se sont fortement accélérées dans la zone d'étude, entraînant une simplification des assolements. Le remembrement des parcelles agricoles a favorisé l'arrachage des haies et l'agrandissement des parcelles cultivées, entraînant une multiplication par 10 de la taille des parcelles ainsi que la disparition des prairies permanentes. Sur le temps de ma thèse, 45% des prairies présentes en 2013 ont été convertis en 2016. Malgré l'intensification des pratiques sur la période récente, la ZAPVS regroupe encore une grande diversité de paysages et un cordon bocager subsiste au centre de la zone, caractérisé par de petites parcelles (généralement en prairie) bordées de haies.

Au sein de la ZAPVS, la polyculture-élevage disparaît progressivement au profit des grandes cultures céréalières et les prairies sont converties en cultures annuelles. Ainsi, alors que 60 % des parcelles agricoles étaient occupées par des prairies (artificielles, temporaires ou permanentes) en 1970, 10 % subsistent en 2016. Ces prairies, en gestion conventionnelle ou sous divers contrats MAE, peuvent être regroupées en cinq catégories (Fig. 2) :

- (i) des prairies artificielles, semées depuis moins de 5 ans en légumineuses pures (luzerne, trèfle);
- (ii) des prairies temporaires, semées depuis moins de 5 ans, composées de graminées pures ou en association avec des légumineuses ;
- (iii) des prairies non exploitées pour leur fourrage (jachère), de façon temporaire ou durable, broyées une à deux fois par an, en place depuis plus de 5 ans ;
- (iv) des prairies permanentes intensives, en place depuis plus de 5 ans;
- (v) des prairies permanentes extensives, en place depuis plus de 5 ans;

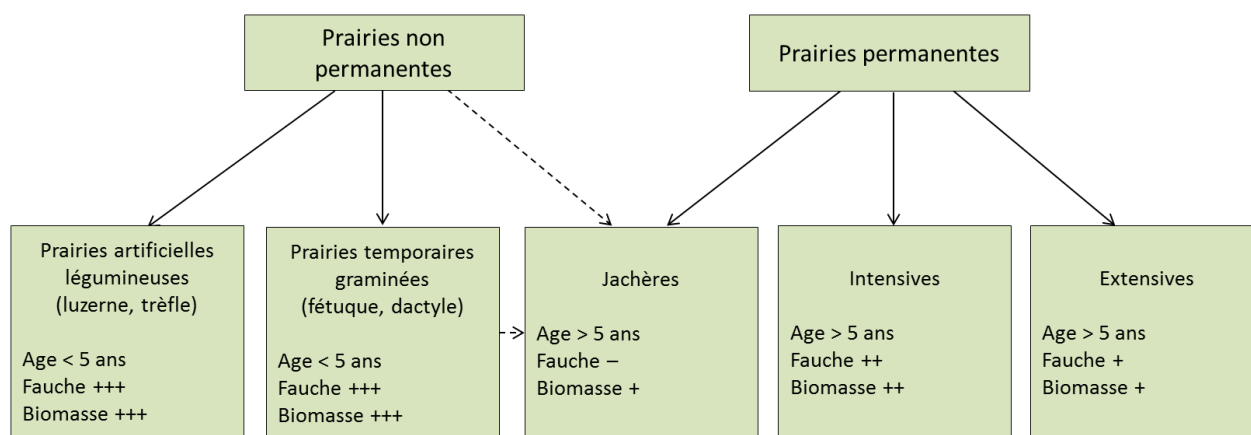


Figure 2. Représentation schématique des différents types de prairies présentes dans la ZAPVS.

L'âge des parcelles (c.à.d. le temps pendant lequel la prairie est restée en place à partir du dernier labour) varie entre 1 et plus de 20 ans. Pour chacune des parcelles de prairie, nous connaissons différentes informations grâce à la base de données SIG: l'âge de la prairie (post-labour), la surface, le type de gestion (avec ou sans MAE, type de MAE quand il y en a) et le type de sol.

## 2. Echantillonnage des milieux prairiaux

Ce travail de thèse repose sur deux campagnes d'échantillonnage des milieux prairiaux de la ZAPVS. La première a été réalisée en 2011 et avait pour objectif d'effectuer une typologie prairiale de la zone d'étude, de décrire leur répartition spatiale à l'échelle du paysage de la ZAPVS et d'étudier la structure fonctionnelle des communautés de plantes et de criquets. Elle a notamment permis d'établir des bases de données de traits fonctionnels pour ces deux taxons. Lors de mon stage de master 2, j'ai ainsi eu l'occasion de contribuer aux mesures de traits pour différentes espèces de criquets. J'ai ensuite réalisé une seconde campagne d'échantillonnage en 2014, avec l'objectif d'étendre les observations à plusieurs groupes taxonomiques en couvrant toute la gamme de variabilité des prairies de la ZAPVS.



### 2.1 Echantillonnages réalisés en 2011

En juillet 2011, 204 parcelles de prairie ont été tirées au hasard au sein de la ZAPVS, à l'aide de la base de données d'assolement SIG. Elles ont fait l'objet de relevés floristiques et d'échantillonnages des communautés de criquets.

#### 2.1.1 Les relevés floristiques

Les relevés floristiques ont été réalisés en juillet 2011 à l'aide d'un quadrat de 1 m<sup>2</sup> répété 10 fois aléatoirement au sein de chacune des parcelles. Dans chacun des quadrats, le pourcentage de recouvrement de chaque espèce végétale relatif à la taille du quadrat a été estimé visuellement.

Par la suite, différentes valeurs de traits fonctionnels tels que la hauteur végétative, la surface foliaire, la teneur en matière sèche des feuilles ont été extraites de la base de données de traits LEDA (<http://www.ledatraitbase.org/LEDAportal/index.jsp>). A partir de ces données, des analyses ont montré que deux traits indépendants permettaient de caractériser la diversité fonctionnelle et spécifique des communautés de plantes et rendaient compte de différentes stratégies adaptatives chez les plantes : la hauteur (trait relié à la compétition pour la lumière et à la tolérance au stress) et la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) (trait relié à l'acquisition de la ressource). Dans l'objectif de construire une base de données de traits propre à notre zone d'étude, nous avons sélectionné un sous ensemble de 25 prairies parmi les 204 prairies observées. La sélection a été faite pour couvrir la gamme de variation des deux traits (hauteur & LDMC), c'est-à-dire une gamme représentative de la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés de plantes dans la ZAPVS (Fig. 3).

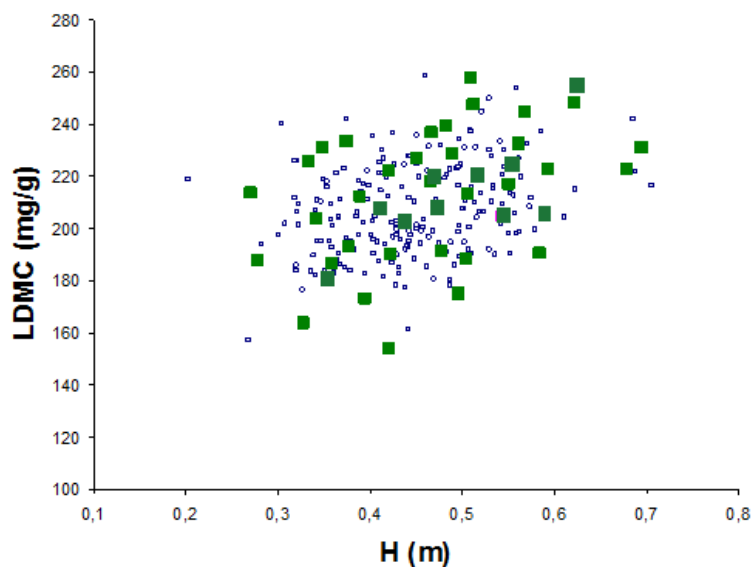


Figure 3. Représentation des 204 parcelles de prairie selon leurs valeurs de traits de hauteur (H) et de teneur en matière sèche des feuilles (LDMC). Les points bleus représentent les 204 parcelles de prairies, les carrés verts représentent les 25 parcelles sélectionnées.

### 2.1.2 Echantillonnage des criquets

Dans chacune des parcelles, les criquets adultes ont été échantillonnés fin juillet, pendant leur pic d'activité. La technique utilisée est la méthode du biocénomètre (Fig. 4) (Badenhausser *et al.* 2009). Cette enceinte d'1 m de côté et de 70 cm de hauteur que l'on jette devant soi permet d'emprisonner les criquets puis à l'aide d'un filet de pêche de les attraper, de les identifier et de les compter. Dans chaque parcelle, 10 lancers aléatoires de biocénomètre ont été réalisés. Les individus collectés ont été sexés et identifiés à l'espèce, puis conservés dans l'alcool (70%).



Figure 4. Photographie d'un biocénomètre permettant d'échantillonner les criquets.

## 2.2 Echantillonnages réalisés en 2014

### 2.2.1 Sélection des parcelles et des paysages, métriques paysagères

En 2014, j'ai mis en place un dispositif semi-expérimental permettant de tester l'effet de facteurs paysagers et locaux. Pour cela, j'ai sélectionné 75 prairies dans la ZAPVS, situées dans des paysages contrastés, d'un kilomètre de rayon (Fig. 5). Cette distance d'un kilomètre a été choisie car elle correspond à l'ordre de grandeur de la distance de dispersion de différents taxa (Söderström & Pärt 2000; Reinhardt *et al.* 2005; Henckel *et al.* 2015; Kormann *et al.* 2015).

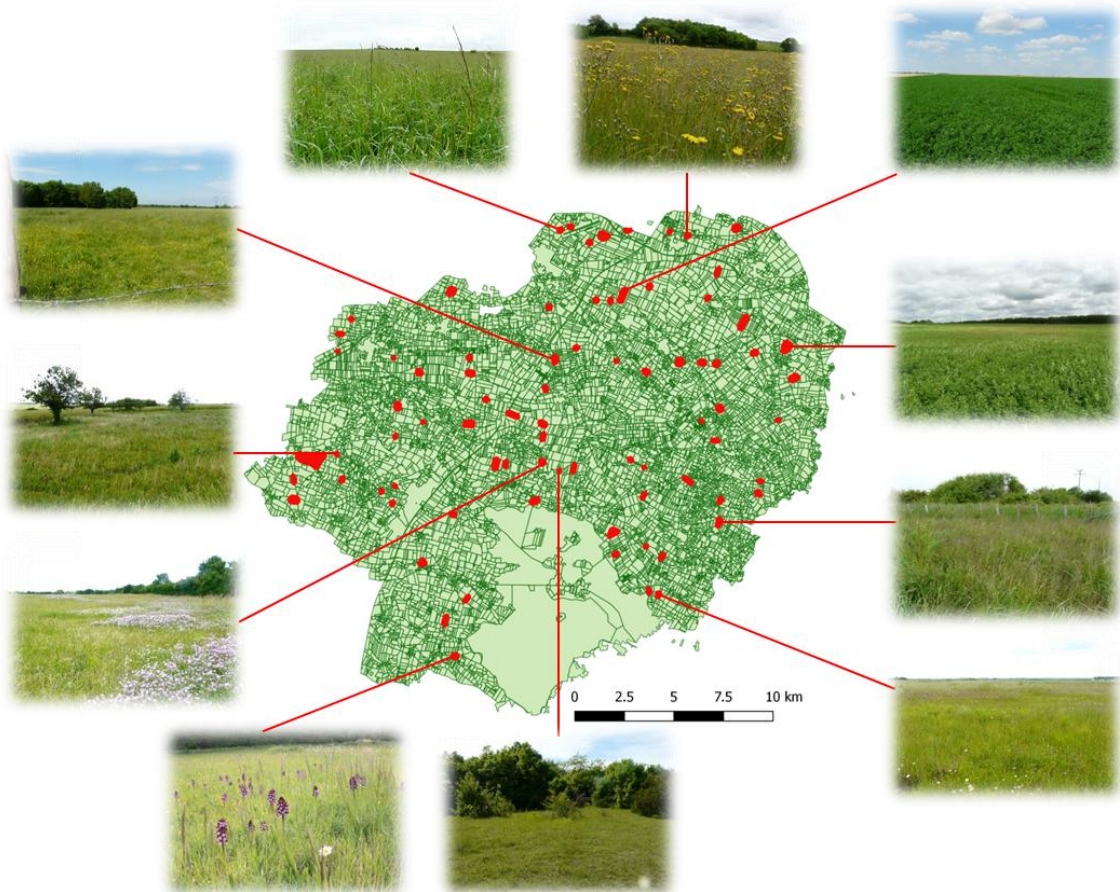


Figure 5. Représentation des 75 parcelles de prairies sélectionnées au sein de la ZAPVS en 2014 et différentes photographies de certaines d'entre elles.

Les paysages ont été sélectionnés le long de différents gradients indépendants :

- (i) Trois gradients de composition paysagère caractérisés par la proportion du paysage d'un kilomètre de rayon occupée par les prairies (e.g. Clough *et al.* 2014), les bois (e.g. Hinsley & Bellamy 2000; Bailey *et al.* 2014) et cultures annuelles mellifères (c.à.d. colza et tournesol) (e.g. Westphal, Steffan-Dewenter & Tschardtke 2003) (Fig. 6).
- (ii) Trois gradients caractérisant l'histoire et la stabilité du paysage, associés à différents aspects complémentaires de la dynamique des prairies dans le paysage :
  - (i) l'âge du paysage, qui informe sur la quantité et l'âge moyen des prairies ;
  - (ii) le temps de conversion d'un paysage, quantifiant le temps à partir duquel la disparition des prairies est survenue ;
  - (iii) la stabilité d'un paysage, qui informe sur le taux de renouvellement des prairies (Fig. 6).

Ces métriques paysagères ont été calculées à partir de la base de données d'assolement pour chaque prairie sélectionnée en considérant son environnement paysager dans un rayon d'un kilomètre.

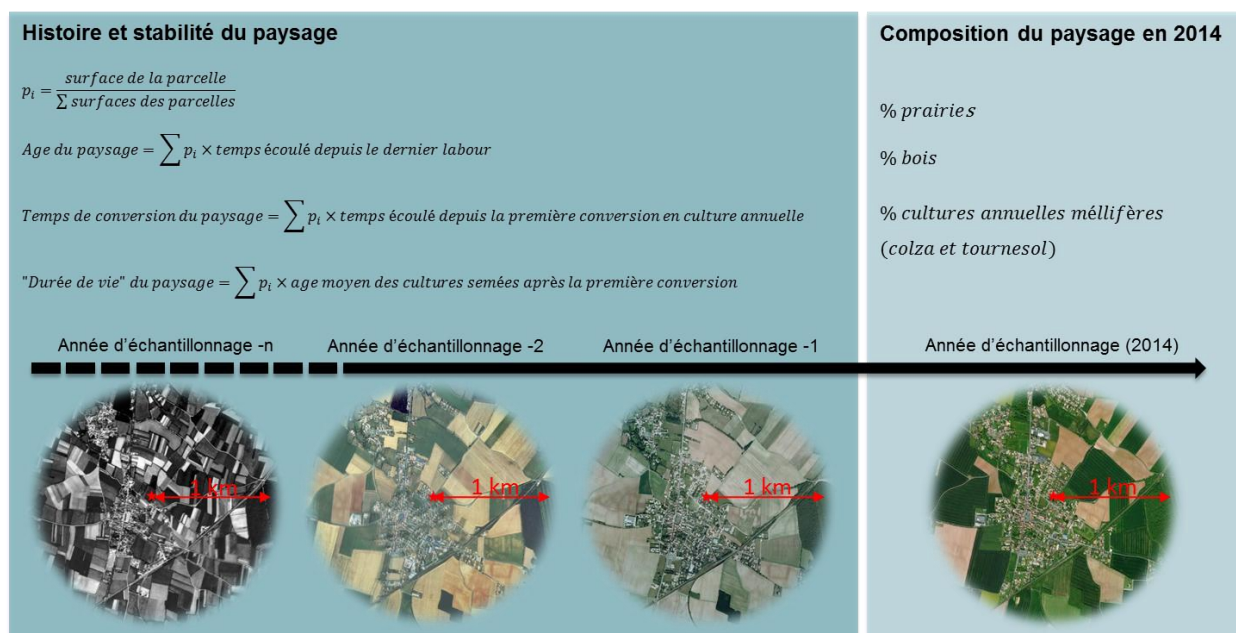


Figure 6. Schéma récapitulatif des différentes métriques utilisées pour caractériser l'histoire et la stabilité du paysage entre 1994 et 2014 ; et la composition du paysage en 2014.

Les prairies sélectionnées couvraient également différents gradients de gestion à l'échelle locale (c.à.d. de la parcelle), caractérisés par la productivité de la parcelle et son âge. La productivité de chacune des parcelles a été mesurée en prélevant chaque mois la biomasse végétale dans 5 quadrats de 35x35cm. Ces prélèvements ont été réalisés entre février et août. Chaque prélèvement de biomasse a été séché à l'étuve à 60°C pendant 72h. La productivité de la prairie a ensuite été estimée en calculant le poids de matière sèche produite par mètre carré et par jour, entre le premier prélèvement et le pic de biomasse (fin du mois de mai). L'âge de la prairie correspond au temps pendant lequel la prairie est restée en place à partir du dernier labour. Cet âge a été calculé à partir de la base de données d'assolement et varie entre 1 et 20 ans.

### 2.2.2 Protocoles d'échantillonnages des différents taxons

Sept groupes taxonomiques, appartenant à cinq niveaux trophiques associés à différentes fonctions ou services écosystémiques, ont été échantillonnés dans chacune des 75 parcelles de prairies (Tableau 2) : les producteurs primaires (plantes), les herbivores (criquets), les pollinisateurs (abeilles sauvages et syrphes), les prédateurs (araignées et carabes) et les top-prédateurs (oiseaux). Dans chaque prairie, les échantillonnages ont été réalisés à plusieurs reprises d'avril à août 2014 (Tableau 2).

Les relevés floristiques et les échantillonnages de criquets ont été réalisés comme en 2011 durant deux sessions (Tableau 2). Les autres groupes taxonomiques ont été suivis le long de deux transects parallèles, de 50 m de long. Le premier transect était situé en bordure de parcelle et le deuxième se trouvait à 25 m de la bordure, en allant vers le centre de la parcelle (Fig. 7). Les abeilles sauvages et les syrphes ont été échantillonnés à l'aide de 12 pièges colorés appelés « *pan trap* » (Fig. 7), dont quatre placés à chaque extrémité et deux au centre de chacun des deux transects. Les carabes et les araignées ont été échantillonnés à l'aide de cinq pièges barbers (Fig. 7), dont deux placés aux extrémités de chacun des deux transects et un placé entre les deux transects. Ces deux types de pièges ont été posés aux mêmes dates pour une parcelle donnée et ont été laissés en place 4 jours dans la parcelle. Deux sessions de piégeage ont été réalisées (Tableau 2). Tous les individus prélevés sont conservés dans l'alcool et identifiés au laboratoire. Le nombre d'espèces a été déterminé pour tous les groupes taxonomiques, excepté pour les abeilles qui ont seulement été identifiées à l'échelle

du genre. Enfin, des points d'écoutes de 10 minutes ont été réalisés en bordure de parcelle pour estimer l'abondance et la richesse spécifique en oiseaux sur deux sessions (Tableau 2).

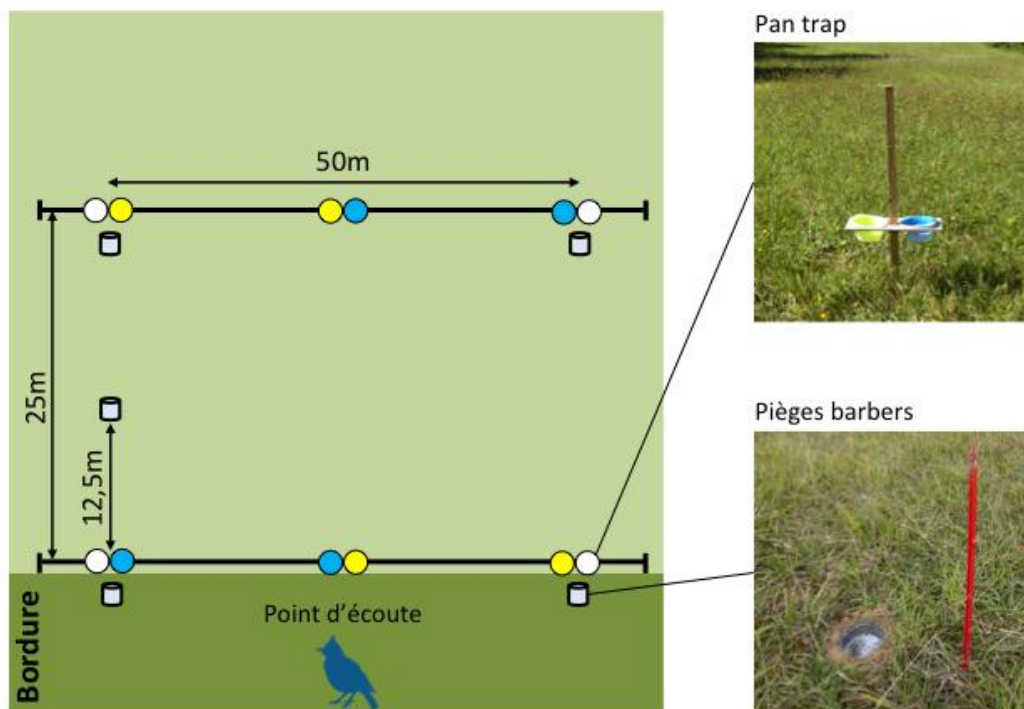


Figure 7. Design des protocoles d'échantillonnage de 2014, pour différents groupes taxonomiques, au sein d'une parcelle.



## Méthodes

**Tableau 1. Tableau récapitulatif des différents protocoles d'échantillonnages réalisés dans les 75 parcelles de prairie en 2014.**

Niveau trophique	Groupe taxonomique	Fonctions ou services écosystémiques associés	Méthode d'échantillonnage	Période d'échantillonnage	Références
Producteurs primaires	Plantes	Production primaire	10 quadrats de 1m <sup>2</sup>	Deux fois entre mai et août	Gross et al. 2013
Herbivores	Criquets	Consommateurs primaires, recyclage de la matière organique, proies pour de nombreux oiseaux	Biocénomètre lancé 10 fois	Deux fois en août	Badenhausser 2012, Bretagnolle et al. 2011, Badenhausser et al. 2015
Pollinisateurs	Syrphes	Pollinisation et contrôle biologique	Douze pièges <i>pan trap</i> colorés, laissés en place dans la parcelle pendant 4 jours	Deux fois entre avril et août	Stephen & Rao 2005, Westphal et al. 2008
	Abeilles	Pollinisation	Douze pièges <i>pan trap</i> colorés, laissés en place dans la parcelle pendant 4 jours	Deux fois entre avril et août	Stephen & Rao 2005, Westphal et al. 2008
Prédateurs	Carabes	Contrôle biologique	Cinq pièges barbers, laissés en place dans la parcelle pendant 4 jours	Trois fois entre avril et août	Thiele 1977, Marrec et al. 2014
	Araignées	Contrôle biologique	Cinq pièges barbers, laissés en place dans la parcelle pendant 4 jours	Trois fois entre avril et août	Birkhofer et al. 2008, Podgaiski et al. 2013
Top-prédateurs	Oiseaux	Contrôle biologique et valeur patrimoniale	Points d'écoute de 10 minutes, pendant lequel les oiseaux sont comptés (espèce et abondance) dans un rayon maximal de 200 m	Deux fois entre avril et juin	Doxa et al. 2010, Miguet et al. 2013

---

### 3. Construction d'une base de données de traits fonctionnels multi-taxa

#### 3.1 Les plantes

Au sein des 25 parcelles du dispositif de 2011, les espèces représentant plus de 80% de la biomasse totale ont été choisies et 8 individus pour chacune de ces espèces ont été sélectionnés afin de mesurer leurs traits fonctionnels. 1802 individus et 84 espèces de plantes ont ainsi été échantillonnés. Les traits qui potentiellement répondent au type de gestion et déterminent les stratégies fonctionnelles des plantes ont été mesurés selon un protocole standardisé (Cornelissen *et al.* 2003). Douze traits végétatifs ont ainsi été mesurés (Tableau 1), les uns relatifs à l'architecture des plantes, les autres à leurs capacités à acquérir et à utiliser les ressources.

En 2016, nous avons complété cette base de données de traits des plantes (Tableau 1), en mesurant des traits floraux susceptibles d'influencer les relations plantes-pollinisateurs (Fontaine *et al.* 2005; Fontaine, Collin & Dajoz 2008; Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016). Ainsi, nous avons mesuré des traits floraux qui déterminent l'accès au nectar : l'angle d'ouverture de la corolle ; la profondeur de la corolle ; le diamètre de la corolle (mesuré au plus large de la corolle) ; le diamètre moyen de la corolle (moyenne de trois mesures de la largeur de la corolle) ; la profondeur du nectar (distance des nectaires aux anthères) ; le diamètre de l'inflorescence ; l'accessibilité au nectar (ratio entre le diamètre de la fleur et la profondeur du nectar) et le nombre de fleurs dans une inflorescence. Ces traits floraux ont été mesurés en 2016, sur les 25 espèces de plantes produisant du nectar les plus abondantes. Cinq individus par espèce ont été mesurés et des valeurs moyennes de traits pour chaque espèce de plantes ont été calculées à l'échelle de la zone d'étude. Les individus ont été collectés dans différentes prairies de la ZAPVS, ramenés au laboratoire et aussitôt mesurés. Ces données nous ont permis ensuite de calculer des valeurs moyennes de traits pour chaque espèce de plantes à l'échelle de la zone d'étude.



**Tableau 2.** Liste des traits de plantes constituant la base de données de traits de la ZAPVS. s.u : sans unité, MS : matière sèche.

Traits mesurés ou extraits de la littérature (unités)	Fonctions associées
VH: Hauteur de la végétation (cm)	
LA: Surface foliaire (cm <sup>2</sup> )	
LW : Largeur de la feuille (cm)	
P : Périmètre de la feuille (cm)	Architecture de la végétation
LL : Longueur de la feuille (cm)	
P:LL : Indice de complexité de la feuille (s.u)	
LT : Epaisseur de la feuille (mm)	
SLA : Surface spécifique foliaire (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )	
LNC : Contenu en azote de la feuille (%MS)	
LCC : Contenu en carbone de la feuille (%MS)	Acquisition et utilisation des ressources
C:N : Ratio carbone/azote de la feuille (s.u)	
LDMC : Contenu en matière sèche de la feuille (g.g <sup>-1</sup> )	
A : angle d'ouverture de la fleur (°)	
Cd : la profondeur de la corolle (mm)	
Cw : diamètre de la fleur (mm)	
Cwm : diamètre moyen de la fleur (mm)	Traits floraux
DNA : distance des nectaires aux anthères (mm)	
LZ : diamètre de l'inflorescence (mm)	
Na : l'accèsibilité au nectar (mm)	
Nf : le nombre de fleur dans une inflorescence (s.u)	

### 3.2 Les animaux

Au cours de ma thèse, j'ai participé à la mise en place d'une base de données de traits morphologiques à l'échelle de la ZAPVS, pour les différents taxons échantillonnés. Nous avons ainsi mesuré différents traits morphologiques chez les animaux caractérisant (i) la taille corporelle ; (ii) la mobilité ; (iii) l'acquisition des ressources (Tableau 3).

Pour les criquets, les mesures de traits ont été réalisées sur les 16 espèces les plus abondantes à l'échelle de la ZAPVS. Les mesures ont été faites sur 10 individus par sexe par espèce (au total 289 individus mesurés) provenant des spécimens collectés durant les échantillonnages de 2011. Les mesures de traits de syrphes ont été réalisées sur 10 individus par sexe par espèce sur les 7 espèces les plus abondantes parmi les individus collectés en 2014. Les abeilles sauvages n'ayant pas été déterminées à l'espèce, nous avons mesuré directement les individus prélevés dans chacune des parcelles de prairie échantillonnées. Pour rendre compte de la diversité des traits des abeilles sauvages, nous avons mesuré 30 individus sélectionnés aléatoirement par parcelle. Le nombre

---

d'individus piégés par parcelle était en moyenne de 51 ( $\pm$  47 individus). Au total, 1926 individus d'abeilles sauvages ont été mesurés. Les mesures de carabes ont été réalisées sur 12 individus par sexe et par espèce pour les 13 espèces les plus abondantes de la ZAPVS (individus prélevés entre 2011 et 2014). Les mesures de traits pour les araignées ont quant à elles été effectuées sur 10 individus par sexe et par espèce pour les 23 espèces les plus abondantes de la ZAPVS (individus prélevés entre 2013 et 2014). Toutes ces mesures ont été réalisées à l'aide d'un microscope (Leica Microsystems M50) équipé d'une caméra (Leica IC80 HD). Enfin, les traits des oiseaux ont été extraits de la littérature (Cramp 1977-94) pour les 25 espèces les plus abondantes.

Afin d'examiner les corrélations entre les traits, nous avons effectué des analyses en composantes principales (ACP) pour chacun des taxons pour lesquels les traits ont été mesurés (Fig. 8). La fonction VARIMAX a été appliquée aux résultats des ACP pour maximiser les corrélations entre les traits et les axes de l'ACP (Maire *et al.* 2012). Cette approche permet d'approximer la niche fonctionnelle des espèces (Devictor *et al.* 2010), définie comme la position relative de chaque espèce dans l'espace fonctionnel. Ces ACP mettent en évidence l'indépendance des trois types de traits, quel que soit le taxon considéré.

## Méthodes

**Tableau 3. Tableau récapitulatif des traits mesurés (criquets, syrphes, abeilles sauvages, carabes, araignées) ou extraits de la littérature (oiseaux) pour les animaux.**

Niveau trophique	Traits mesurés ou extraits de la littérature	Fonctions associées	Détails de la mesure	Références
Criquets	Taille corporelle (BS)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	De la partie antérieure du vertex à l'apex du pronotum + longueur du fémur	Harrison 1980; Chappell & Whitman 1990; Deraison et al. 2015a
	Longueur (Fml), largeur (Fmw) et volume (Fmv) du fémur	Mobilité	De l'articulation liant le fémur au reste du corps jusqu'au genou, la largeur est mesurée sur la partie la plus large, le volume est mesuré comme le produit des deux	Harrison 1980
	Longueur du tibia (Tbl)	Mobilité	Des chevilles au genou	Harrison 1980
	Longueur de l'aile (Wg)	Mobilité	De l'articulation liant l'aile au reste du corps jusqu'à l'apex	Harrison 1980; Reinhardt et al. 2005; Whitman 2008
	Mandibules	Acquisition et utilisation des ressources	Surface de la zone d'insertion du muscle mandibulaire (A), force des incisives (IS), longueur de la zone d'insertion du muscle adducteur (La), longueur de la zone d'insertion du muscle des incisives (Li), longueur de la région des incisives (Ri)	Patterson 1983; Ibanez et al. 2013a; Deraison et al. 2015a
Syrphes	Taille corporelle (BS)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	Distance inter-tégulaire, entre la base des deux ailes	Greenleaf et al. 2007
	Longueur de l'aile (Wg)	Mobilité	De l'articulation liant l'aile au reste du corps jusqu'à l'apex	Greenleaf et al. 2007
	Proboscis	Acquisition et utilisation des ressources	Longueur du proboscis (Pr), surface du labellum (Lb), largeur de la tête (Hw)	Gilbert et al. 1981; Fontaine et al. 2005; Ekroos et al. 2013
Abeilles sauvages	Taille corporelle (BS) et longueur du corps (Bl)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	Distance inter-tégulaire, entre la base des deux ailes	Greenleaf et al. 2007
	Longueur de l'aile (Wg)	Mobilité	De l'articulation liant l'aile au reste du corps jusqu'à l'apex	Greenleaf et al. 2007
	Proboscis	Acquisition et utilisation des ressources	Longueur de la langue (Gl), longueur du prementum (Prl), largeur de la tête (Hw)	Fontaine et al. 2005; Bartomeus et al. 2016; Cariveau et al. 2016
Carabes	Taille corporelle (BS)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	De l'apex du clypéus au bout des élytres	Rusch et al. 2015
	Longueur (Fml) et largeur (Fmw) du fémur	Mobilité	De l'articulation liant le fémur au reste du corps jusqu'au genou, la largeur est mesurée sur la partie la plus large	Forsythe 1983
	Longueur du tibia (Tbl)	Mobilité	Des chevilles au genou	Forsythe 1983
	Longueur des pattes (Leg)		Moyenne des sommes longueur du fémur+longueur du tibia calculées pour chaque patte	
	Longueur de l'aile (Wg)	Mobilité	De l'articulation liant l'aile au reste du corps jusqu'à l'apex	Lövei & Sunderland 1996; Kotze & O'Hara 2003
	Mandibules	Acquisition et utilisation des ressources	Longueur des mandibules (Md), largeur du labre (Lr), largeur (Hw) et longueur (HI) de la tête	Forsythe 1982; Evans & Forsythe 1985
Araignées	Taille corporelle (BS)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	Longueur du céphalothorax multiplié par sa largeur + longueur de l'abdomen multiplié par sa largeur	Podgaiski et al. 2013
	Longueur des pattes	Mobilité	Longueur de la patte antérieure (Leg1), longueur de la patte postérieure (leg4), moyenne des sommes longueur du fémur+longueur du tibia calculées pour chaque patte (Leg)	Podgaiski et al. 2013
	Distance entre les yeux	Mobilité, acquisition des ressources	Distance entre les yeux au plus large (Ey)	Podgaiski et al. 2013
	Chélicères	Acquisition et utilisation des ressources	Longueur (Chl) et largeur (Chw) des chélicères	Podgaiski et al. 2013
Oiseaux	Taille corporelle (BS)	Thermorégulation, mobilité, reproduction, acquisition des ressources	Masse corporelle	Cramp 1977-94
	Envergure (Wg)	Mobilité	Distance entre l'extrémité des ailes étendues	Cramp 1977-94
	Bec (B)	Acquisition et utilisation des ressources	De l'extrémité du bec jusqu'au crâne	Cramp 1977-94

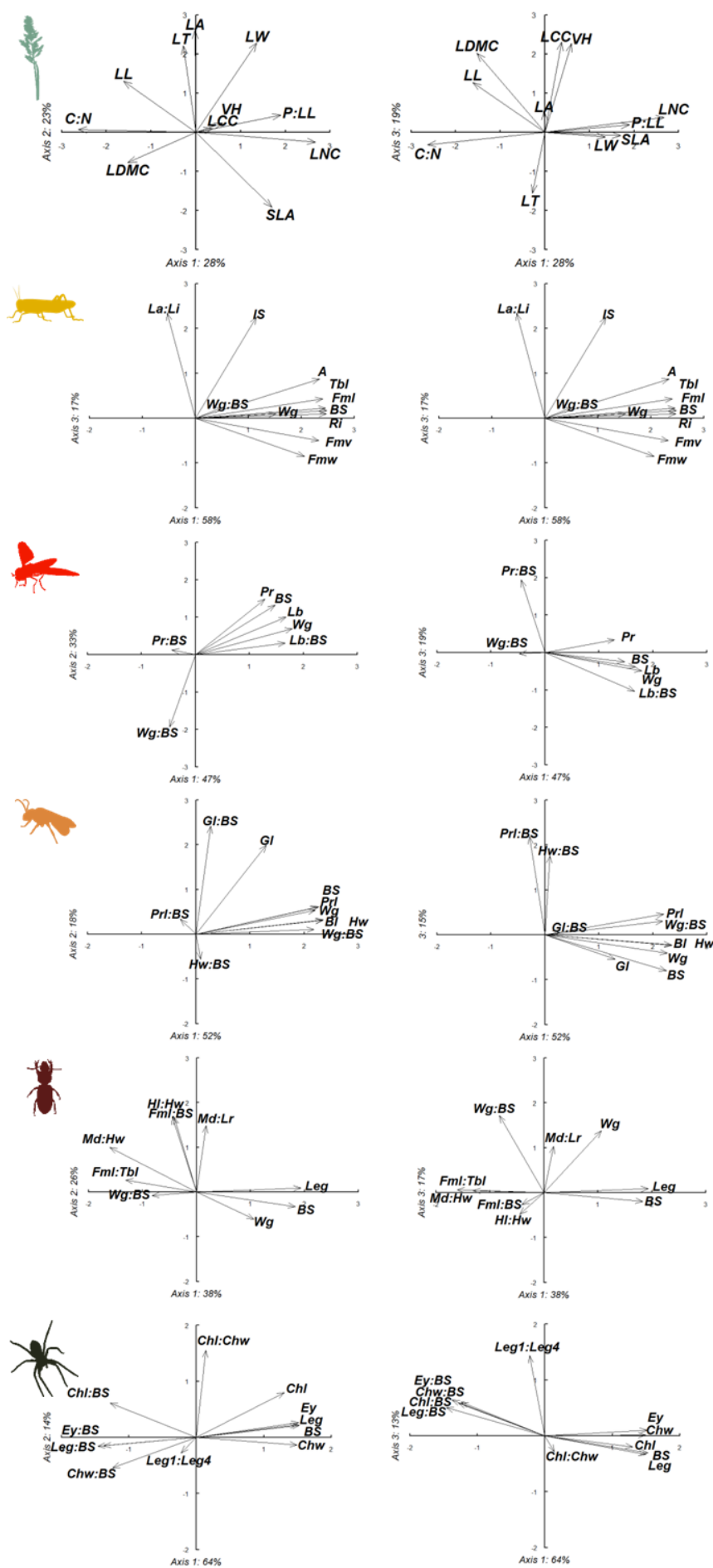
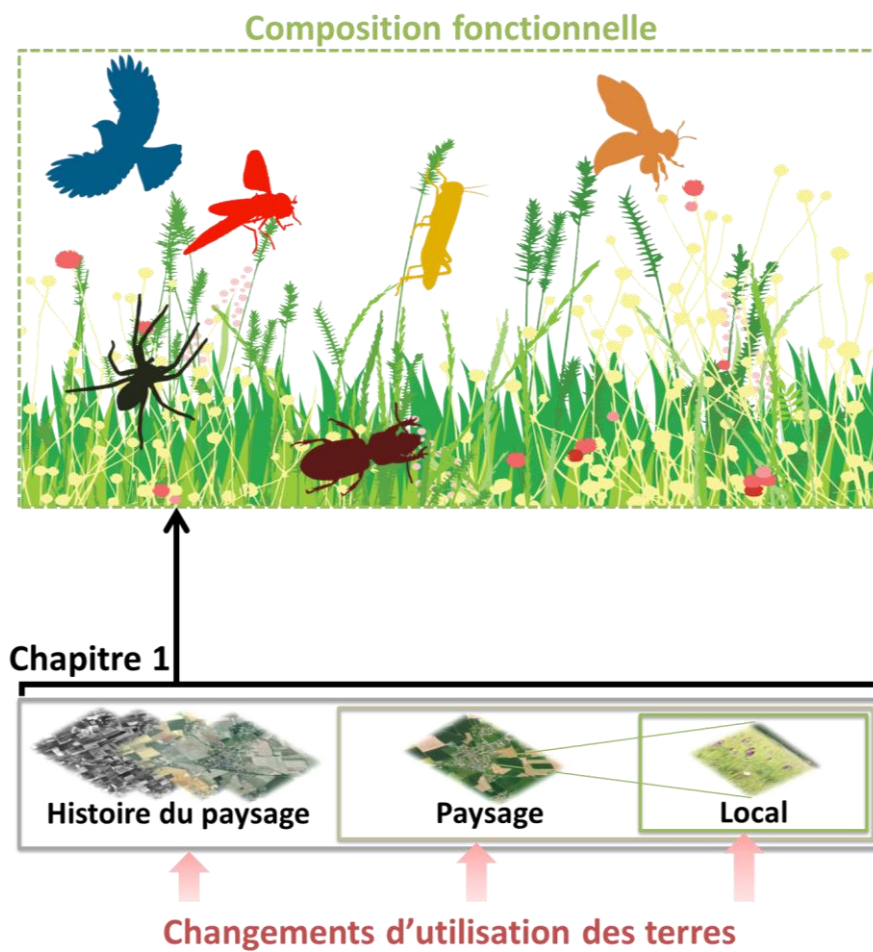


Figure 8. Co-variation entre les traits mesurés pour chaque niveau trophique (ACP). Abréviations pour les traits des plantes dans le Tableau 2, abréviations pour les traits des animaux dans le Tableau 3. Des ratios entre certains traits ont été calculés (i.e. trait 1 : trait 2).



# CHAPITRE 1

## Intensification agricole et diversité fonctionnelle multitrophique au sein des prairies





**Legacy effect of land use intensification on grassland multitrophic trait diversity**

Gaëtane Le Provost<sup>1,2</sup>, Laura Henckel<sup>1,2</sup>, Cyrille Violle<sup>5</sup>, Yann Clough<sup>4</sup>, Yoann Le Bagousse-Pinguet<sup>3</sup>, Vincent Bretagnolle<sup>1,2</sup>, Marylin Roncoroni<sup>1,2,6</sup>, Isabelle Badenhauer<sup>1,2,6</sup>, Nicolas Gross<sup>1,2,3,6</sup>

**In preparation**

<sup>1</sup> Station d'Ecologie de Chizé – La Rochelle, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France.

<sup>2</sup> LTER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360 Villiers en Bois, France.

<sup>3</sup> Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Spain.

<sup>4</sup> Centre of Environmental and Climate Research, Lund University, 223 62 Lund, Sweden.

<sup>5</sup> CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier, CEDEX 5, France.

<sup>6</sup> INRA, USC 1339 (Station d'Ecologie de Chizé – La Rochelle – CNRS), F-79360, Villiers en Bois, France.



## 1. Summary

Responses to land use intensification (LUI) can differ greatly among organisms. This constitutes a major challenge if we aim to generalise the effects of LUI to the entire biodiversity that compose an ecosystem. By considering a core set of organismal traits reflecting similar functions across five trophic levels (i.e., plants, herbivores, pollinators, predators and top predators), we investigate how past and present-day LUI filters out multitrophic trait diversity. We sampled 85 grasslands, located in an intensively managed agricultural system where landscape composition and history have been quantified over 20 years. Legacy effects of LUI were major drivers of present-day multitrophic trait diversity within grasslands. The diversity of size related traits decreased in landscapes with long history of annual cropping. The diversity of mobility-related traits increased with habitat stability at both local and landscape scale. The diversity of resource acquisition traits was largely explained by the landscape composition. Considering multiple taxonomic groups simultaneously may facilitate efforts to target multitrophic conservation schemes and enhance overall functional trait diversity to maintain multiple ecosystem function and services at once.

Key-words: land use intensification, landscape history, multitrophic functional trait diversity, grassland

## 2. Introduction

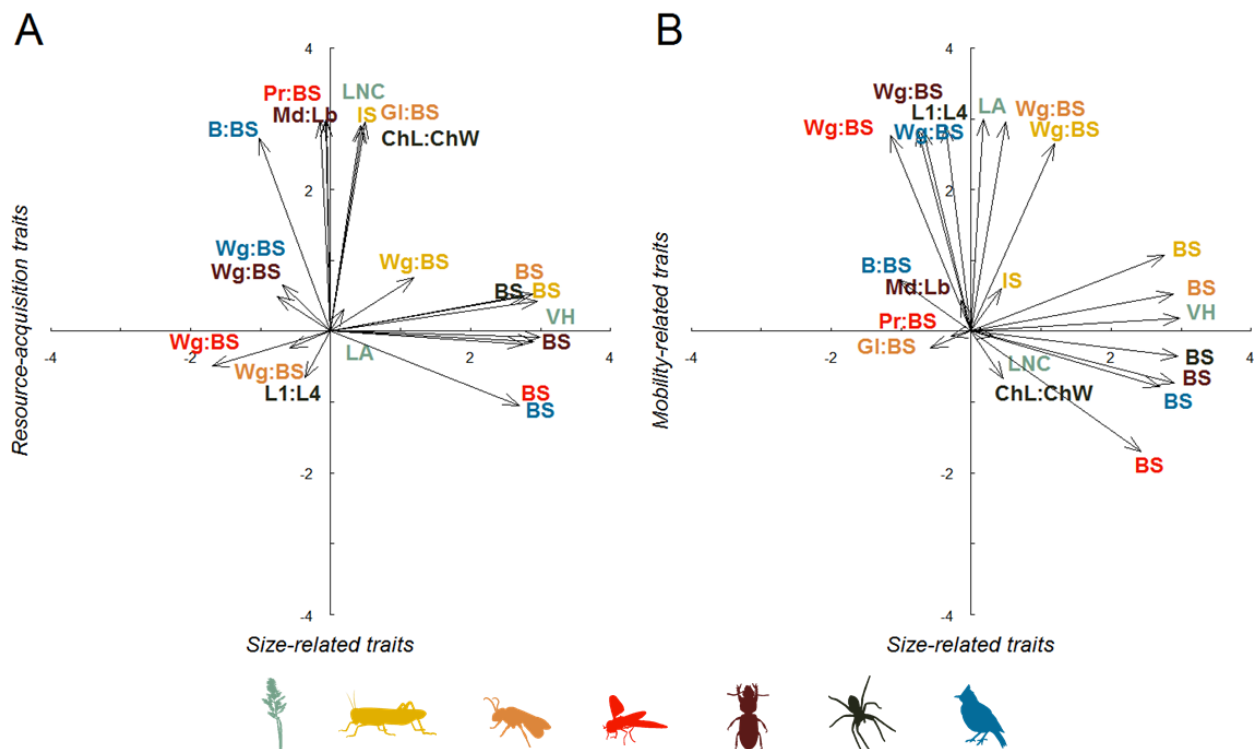
Land use intensification (LUI) is a major driver of the current biodiversity crisis, through the conversion of natural habitats into agricultural land and the alteration of disturbance and eutrophication regimes (Foley *et al.* 2005; Newbold *et al.* 2015). The impact of land use change on overall biodiversity has stimulated much research over the last 20 years (e.g. Chapin *et al.* 2000; Allan *et al.* 2014; Newbold *et al.* 2015). Yet, ecosystems are assemblages of multiple interacting species and trophic groups, which often diverge in the direction and the strength of their responses to LUI (Flynn *et al.* 2009; Kormann *et al.* 2015; Concepción *et al.* 2016). This constitutes a major challenge if we aim to generalise the effects of LUI to the level of the entire ecosystem.

Functional traits relate to how species acquire and use resources (McGill *et al.* 2006), and provide a mechanistic understanding on how species interact, assemble within communities and impact ecosystem functioning (Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2008; Bartomeus *et al.* 2016). With the hypothesis that individuals with similar trait values will have a similar response (Suding *et al.* 2003; McGill *et al.* 2006), a trait-based approach offers an operational framework to overstep the contingency of species identity (McGill *et al.* 2006) and may be generalised across multiple trophic levels and ecosystems (Reiss *et al.* 2009; Lavorel *et al.* 2013).

Core set of organismal traits may reflect similar functions for organisms to survive, disperse, and persist in their environment (Flynn *et al.* 2009) and determine different axes of functional specialisation (Wright *et al.* 2004; Gámez-Virués *et al.* 2015; Díaz *et al.* 2016). For instance, body size relates to important organismal functions such as metabolism (Brown *et al.* 2004), reproduction rates (Martin & Palumbi 1993) and biotic interactions (Woodward *et al.* 2005; Pawar *et al.* 2015) across taxa. Mobility-related traits constitute an additional axis of specialization (De Bie *et al.* 2012), related to the dispersal of organisms in agricultural areas, critical for their persistence in heterogeneous and disturbed landscapes (Rader *et al.* 2014; Kormann *et al.* 2015). Although dispersal of animal species can be explained by different proximal traits (e.g. wings or legs), comparing the diversity of mobility-related traits across multiple taxa may inform us about the effect of LUI on metacommunity dynamics (De Bie *et al.* 2012) and the ability of an ecosystem to preserve poorly mobile organisms. Similarly, the diversity of resource-acquisition traits in an ecosystem (e.g. leaf nitrogen content in plants, tongue length in bees, incisor strength of mandible in insect herbivores, or bird beak size) may well reflect the diversity of resources-acquisition strategies (Wright *et al.* 2004) and feeding diet across co-occurring organisms (Fontaine *et al.* 2005; Deraison *et al.* 2015).

The conservation of natural and semi-natural habitats within agricultural landscape can buffer biodiversity loss and maintain the provision of critical ecosystem services in farming systems (“Compositional effect”, Garibaldi *et al.* 2011). This is the case because grasslands are key habitats in agricultural landscape for conservation issue (Newbold *et al.* 2016) and constitute important source habitats for many organisms supporting essential ecosystem functions in farmlands such productivity, pollination, pest predation and CNP cycling (Larsen *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015; Soliveres *et al.* 2016). Yet, most studies have neglected the temporal dynamics of LUI operating at both local and landscape scale, through the ‘ghost of land use past’ (Harding *et al.* 1998) that could influence present-day biodiversity patterns (Foster *et al.* 2003; Krauss *et al.* 2010; Allan *et al.* 2014). Over the last decades, grassland surface has declined in agricultural landscapes (WallisDeVries *et al.* 2002; Kormann *et al.* 2015) and traditional extensively managed grasslands are progressively replaced by plant species-poor and highly productive sown grasslands (Wesche *et al.* 2012). Understanding how grassland functional diversity across multiple trophic levels responds to grassland temporal dynamics and landscape land use history may be crucial for both biodiversity conservation and the management of key ecosystem services.

Using an unusual and extensive database of 20 years of land use record in an agricultural plain of 430 km<sup>2</sup> in western France (including ~11000 fields monitored on a yearly basis), we investigate the historical and present-day effects of LUI on multitrophic functional traits diversity in agricultural landscape. We identify three set of morphological traits reflecting key independent organismal functions related to size, mobility and resource acquisition (Fig. 1) across seven groups of taxa living in grasslands (5 trophic levels) associated with key ecological functions: primary producers (plants), herbivores involved in decomposition and carbon nitrogen cycling (grasshoppers), pollinators (wild bees and syrphids), pest-predators (carabid beetles and spiders) and top-predators of important patrimonial value (birds).



**Figure 1.** Functional traits of each selected group of taxa represented in a principal component analysis (PCA). We represented here in a same plan seven PCA(s) computed separately for each taxon (see also Fig. S4). Plant traits are representing in green, grasshopper traits in yellow, wild bee traits in orange, hoverfly traits in red, carabid beetle traits in brown, spider traits in black and bird traits in blue. Selected trait included size, mobility and resource acquisition traits. Trait abbreviations are: BS: body size, Wg:BS: wing size vs. body size ratio, IS: incisor strength, Gl:BS: glossa length vs. body size ratio, Pr:BS: prementum length vs. body size ratio, Md:Lb: mandible vs. labrum ratio, L1:L4: 1st leg size vs. 4th leg size ratio, ChL:ChW: chelicera length vs. chelicera width ratio, B:BS: beak size vs. body size ratio. For plants, we selected three traits related to (i) size and architectural properties: vegetation height (VH) and leaf area (LA); (ii) resource-acquisition and chemical properties: leaf nitrogen content (LNC).

LUI was defined at the local (i.e. grassland management - productivity and age of the grassland) and the landscape scale (i.e. composition, history and temporal stability). Landscape history and temporal stability was characterized by the averaged-age of grassland fields in the studied agricultural landscape, the decrease in grasslands cover over time and grassland temporal stability in agricultural landscapes. We therefore calculated three complementary landscape metrics based on the last 20 years land use history in the study region (see Fig. 2 for more details): (i) the age of the landscape which informs on the historical stability of grassland fields in the landscape; (ii) the landscape conversion into annual crop which quantifies the legacy effect of grassland disappearance

over time; (iii) the landscape crop lifespan, which quantifies the historical effect of reintroducing and conserving artificial grasslands in agricultural landscape.

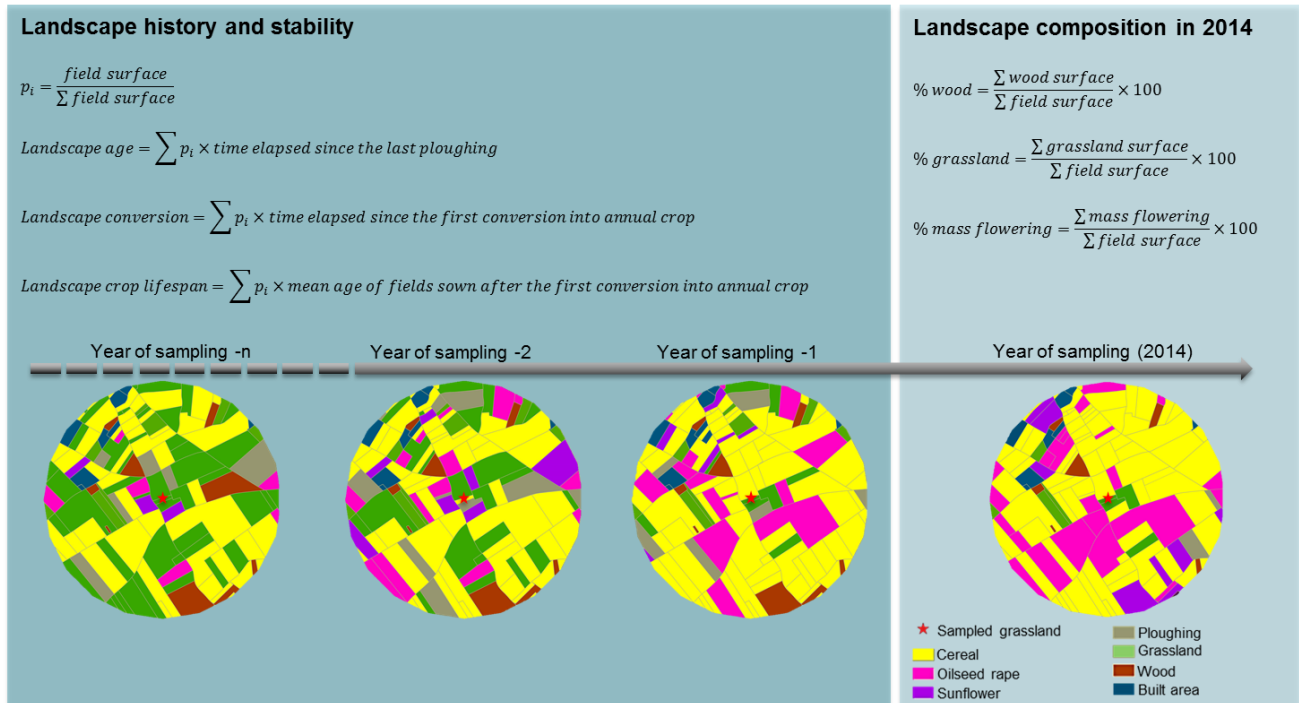


Figure 2. Metrics describing landscape LUI over the last 20 years. We calculated three metrics describing landscape history and stability, associated with the temporal dynamics of grasslands in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland: (i) the landscape age, by averaging the time elapsed since the last ploughing, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland; (ii) the landscape conversion, by averaging the time elapsed since the first conversion into annual crop, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland; (iii) a metric of landscape crop lifespan corresponding to the mean age of fields sown after the first conversion into annual crop, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland. In addition, we controlled for the effects of landscape composition during the sampling year (2014) by calculating the proportion of grassland surfaces, wood surfaces and mass flowering crop surfaces in the 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland. All metrics were extracted from our GIS database.

---

### 3. Methods

#### 3.1 Study area

The study was conducted in the Long Term Ecological Research (LTER) “Zone atelier Plaine & Val de Sèvre” located in western France. The LTER covered approximately 430 km<sup>2</sup> of an intensively managed agricultural plain, dedicated to cereals (39% of the total surface), sunflower (10% of the surface), oilseed rape (9% of the surface) and maize (9% of the surface) crop production. Soils are mostly composed of karst, with calcareous rocks providing shallow calcareous soils with rather low water retention and pH > 7. Since 1994, land cover has been monitored yearly at the field scale (11 000 fields approximately). All crop types were recorded as well as roads/tracks, forests, rivers and hedges. All information collected are stored in a Geographical Information System (GIS) database, running on QGIS v 2.14 (Quantum GIS Development Team, 2016). In 2014, grasslands covered about 12% of the study area and were mainly composed of alfalfa or pure/mixed grass fields of varied age structure (temporary and permanent grasslands), managed by mowing, set-aside or grazed by cattle.

#### 3.2 Sites selection

In 2014, we monitored 75 grasslands along landscape gradients in the study area. The 75 grassland fields were selected along a gradient of 50 to 90% of annual crop cover at the 1 km-radius. This scale was chosen to approximate the dispersal distance of different taxa (Söderström & Pärt 2000; Reinhardt *et al.* 2005; Henckel *et al.* 2015; Kormann *et al.* 2015). Landscapes were selected along three uncorrelated compositional landscape gradients, which also covered landscape historical gradients (Table S1):

- (i) Three gradients of landscape composition characterized by the proportion of surfaces in the 1 km-radius landscapes occupied by grassland (e.g. Clough *et al.* 2014), wood (e.g. Hinsley & Bellamy 2000; Bailey *et al.* 2014) and mass flowering crop areas (i.e. oilseed rape and sunflower areas) (e.g. Westphal *et al.* 2003), which may act as favourable or resource rich habitats for different groups of taxa (Fig. 2).
- (ii) Three gradients of landscape history and stability describing complementary aspects of the historical dynamics of grassland cover at the landscape scale: landscape age, landscape

conversion and landscape crop lifespan (Fig. 2). These metrics were computed according to our land use GIS database in the 1 km-radius landscapes, centred on each grassland field.

Landscape history and composition metrics were computed according to our land use GIS database in the 1 km-radius landscapes, centred on each of the 65 surveyed grassland fields. Landscape composition metrics ranged from 0-35% for grasslands, 0-32% for wood and 0-44% for mass flowering crops (surfaces cultivated with sunflower and oilseed rape crops). All selected landscape variables were not significantly correlated (Table S1).

Local (field scale) land use was characterised by the productivity and the age of the grassland. Grassland productivity was estimated by harvesting each month (between February and August) all plant biomass above a cutting height of 5 cm from the soil surface, within five 35 x 35 cm quadrats. Grassland productivity was then calculated as the weight of dried-plant material (oven-dried at 60°C for 72h) produced per square meter per day from the initial biomass measurement to the peak of biomass (end of May). The grassland age was calculated as the time elapsed since the last ploughing according to our land use GIS database. All selected grasslands are managed by mowing and are either temporary (i.e. grasslands with an age  $\leq 5$  years, sown with pure grass seed set such as ryegrass or with seed mixtures including grass species and alfalfa or clover) or permanent grassland (defined as grassland with an age  $> 5$  years).

### 3.3 Species diversity and abundances

Seven groups of taxa supporting a wide range of ecosystem functions and services (see Table S2 for more details) were sampled on the 75 fields. Sampling was carried throughout the growing season from April to August 2014. In each grassland, two parallel 50 m transects were set up, one located at the field edge, the other 25 m away inside the field. Plants were surveyed in 10 quadrats of 1m<sup>2</sup> located along each transect within the grassland field. Grasshoppers were sampled by removal trapping with a one square meter cage sampler (Badenhausser 2012) randomly thrown 10 times in each grassland. Bees and syrphids were sampled using six coloured pan traps located at each end and in the centre of both transects. Carabid beetles and spiders were sampled using four pitfall traps located at each end of both transects and one placed equidistant from the two transects. Birds were sampled using point-counts centred on the field-edge transect. Details of the sampling methods can be found in Table S2.

Captured insects were preserved in ethanol for further identification. For plants, a percent cover was visually estimated for each plant species, in each quadrat. Relative abundance per plant species was then calculated as the sum of the species cover in the 10 quadrats divided by the total cover of all species. For animals, species abundance was estimated as the number of individuals captured (arthropods) or recorded (birds) divided by sampling intensity (number of trap or point count). Species identification was carried out in the lab for all animal species. The number of species per sampled grassland was determined, except for wild bees for which identification was conducted at the genus level.

For all analyses below, we focused on the trait diversity of the most common species that together accounted for a cumulative relative abundance >80%, excluding rare species (Garnier, Navas & Grigulis 2016). In total, we collected about 178 species among the dominant and subordinate species (*sensu* Grime 1998), distributed within five trophic levels: primary producers (64 species of plants), herbivores (12 species of grasshoppers), pollinators (7 species of syrphids and 22 genera of wild bees), predators (23 species of carabid beetles and 35 species of spiders) and top-predators (15 species of birds).

### 3.4 Trait measurements

Functional trait data were collected for all taxonomic groups. Plant trait data came from a local database from the LTER site (Deraison *et al.* 2015). Bird morphological traits were compiled from the literature (Cramp 1977-94). For all other taxonomic groups, ten individuals per species were measured and all measurements were performed using a stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD). As bee specimens were not identified at the species level, we measured morphological traits directly on the sampled individuals from the field. The number of individual bees captured per grassland was around  $51 \pm 47$  individuals (5 to 246 individuals). To measure trait diversity of bee species we selected randomly 30 individuals within each grassland. In total, 1050 wild bee individuals were measured. Details of trait measurements are provided in Method S3.

### 3.5 Community variances and multitrophic trait diversity calculations

We calculated the community abundance-weighted variance (Enquist *et al.* 2015) for each taxonomic group separately and each trait separately as follow:



$$\text{Community variance}_k = \sum_{j=1}^{j=3} \sum_i^n p_{ik} (T_{ijk} - \text{community mean}_{jk})^2 \quad (\text{eqn } 1)$$

$$\text{where Community mean}_k = \sum_{j=1}^{j=3} \sum_i^n p_{ik} T_{ijk} \quad (\text{eqn } 2)$$

and  $p_{ik}$  is the relative abundance of the species  $i$  within the taxonomic group  $k$  and  $T_{ijk}$  the mean trait  $j$  value of the species  $i$  within the taxonomic group  $k$ . For single traits, the variance is a measure of the trait dispersion within a given community and is a measure of functional trait diversity of a given community (Enquist et al. 2015). We also computed a multi-trait index of functional diversity based on trait dispersion considering all traits together for each taxonomic group separately – the Functional Dispersion (FDis) following Laliberté & Legendre 2010.

We then used methods developed to study ecosystem multifunctionality to calculate a multitrophic trait diversity index. A first approach (averaged approach, see Byrnes *et al.* 2014) consists simply in calculating the average standardized values of multiple functional diversities. Our multitrophic trait diversity index was calculated as follows:

$$\text{Averaged Multitrophic functional diversity} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N g(\text{community variance}_k) \quad (\text{eqn } 3)$$

where  $N$  is the total number of taxonomic groups ( $N=7$ ), community variance  $_k$  is the value of community-weighted variance for the taxonomic group  $k$  and  $g$  is the z-transformation to standardize all community variance  $_k$  values to the same scale (z-scored). Although this averaging approach provides an intuitive method to assess changes in diversity across multiple taxa simultaneously (Allan *et al.* 2014), the averaged-approach has some bias. For instance, it is straightforward that very high averaged levels of multitrophic trait diversity values would suggest that different trophic groups are all exhibiting high trait diversity simultaneously. However, intermediate values of multidiversity are difficult to interpret: it is not possible to differentiate whether (i) diversity values are intermediate values for all taxa simultaneously; or (ii) if some diversity values are high while others exhibit low values (Byrnes et al. 2014). To overcome this limitation, we used a threshold approach in this paper (Zavaleta *et al.* 2010) to evaluate whether multiple functional trait diversities are simultaneously performing at high levels. Threshold-based multitrophic trait diversity was defined as the percentage of community variance values that exceeds a given threshold of the 95<sup>th</sup> percentile of their maximum observed community variance level across all sampled grasslands:

$$\text{Multitrophic functional diversity}_T = \sum_{k=1}^N (g(\text{community variance}_k) > T) \quad (\text{eqn } 4)$$

---

where  $N$  is the total number of taxonomic groups ( $N=7$ ), community variance  $\sigma_k$  is the value of community-weighted variance for the taxonomic group  $k$ ,  $g$  is a transformation to standardise all community variance  $\sigma_k$  values to the same scale (z-scored) and  $T$  is the performance threshold value. We investigated the effects of land use intensification on multitrophic trait diversity at different thresholds between 20% and 90% with a step of every 5% (see Fig. S5 for frequency distributions of community variance values for each selected threshold).

To test if land-use intensification affects similarly the different axes of specialisation, we also calculated averaged and threshold-based indices for size-related trait diversity, resource-acquisition trait diversity and mobility trait diversity values. Note that to calculate these indices, we excluded plant traits as the three selected plant traits are associated to different functions and other axes of specialisation.

Finally, we also calculated a multitrophic density index and a multitrophic species diversity index (Allan *et al.* 2014). For each grassland, the density and species diversity values of each taxon were log-transformed. We then averaged the z-scores of the density and species diversity values across all taxa following eqn 3.

### 3.6 Assessing the effects of LUI

We evaluated the effects of LUI on grassland multitrophic trait diversity by using linear models. We ran separate analyses on the multitrophic trait diversity, size-related trait diversity, resource-acquisition trait diversity and mobility trait diversity. We included in our models the effects of local management (grassland productivity and grassland age) and the three landscape history and stability metrics (landscape age, landscape conversion, and landscape crop lifespan) as predictors of functional trait diversity. We considered quadratic terms for landscape history and stability metrics, grassland productivity and grassland age to assess potential non-linear effects of these variables. In addition, we controlled for landscape composition (% grassland, % wood and % mass flowering crop surfaces). Further co-varying factors accounted for grassland type (pure grass/mixed grasslands or alfalfa) and soil depth (linear and quadratic terms) were included. Our models also integrated the coordinates of the centroid of each sampled grassland (latitude, X and longitude, Y) to correct for additional spatial effects not accounted for by the local and landscape predictors. Finally, as the local species pool (species density and number) may affect functional trait diversity metrics (Mayfield *et al.* 2010), we included in the models the multitrophic density index and the multitrophic diversity index.

We performed a series of models on the averaged index and for every threshold index (every 5%, between 20% and 90%) of multitrophic trait diversity, size-related trait diversity, resource-acquisition trait diversity and mobility trait diversity. Analyses on threshold-based multitrophic trait diversity allowed us to identify the environmental and landscape conditions, which maximise simultaneously functional trait diversity across trophic levels. In a first step, we performed model simplification using a stepwise regression procedure, in the R statistical software 3.3.0 (R Development Core Team 2016), and further kept the models with lower AICc ( $\Delta \text{AICc} < 6$ ). Then we ran a second set of analyses using the function *dredge* in the R package *MuMIn* (Barton 2014) to select the best predictors of multitrophic trait diversity. Model averaging was performed based on AICc weights when multiple models were selected. Model residuals were inspected for constant variance and normality. We standardized all variables (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale. Correlation among the predictors used was low (Table S1).

To evaluate the relative importance of the predictors under consideration as drivers of multitrophic trait diversity, we calculated the relative effect of the parameter estimates for each set of predictors. This method is similar to a variance decomposition analysis since we z-scored all predictors prior to analysis.

## 4. Results and discussion

Our study is the first to explore how the history of agricultural landscapes shapes multitrophic trait diversity in a context of land use intensification (LUI). Our analyses showed that landscape legacy effects of LUI are major drivers of present-day multitrophic trait diversity in agricultural landscapes. Regardless of the threshold value considered, around 30% of the explained variance for multitrophic trait diversity was due to landscape history and stability (Fig. 3A). Previous studies have demonstrated the importance of LUI time-lag effects and evidenced that many species might be on a deterministic way to extinction in present-day disturbed landscapes ('extinction debt', Tilman *et al.* 1994; Krauss *et al.* 2010; Bommarco *et al.* 2014). By considering similar types of traits across the seven taxonomic groups, our approach reveals multiple dimensions by which LUI filter out biodiversity over time and allows us to generalise its effect across multiple trophic levels and trait-spectrum.

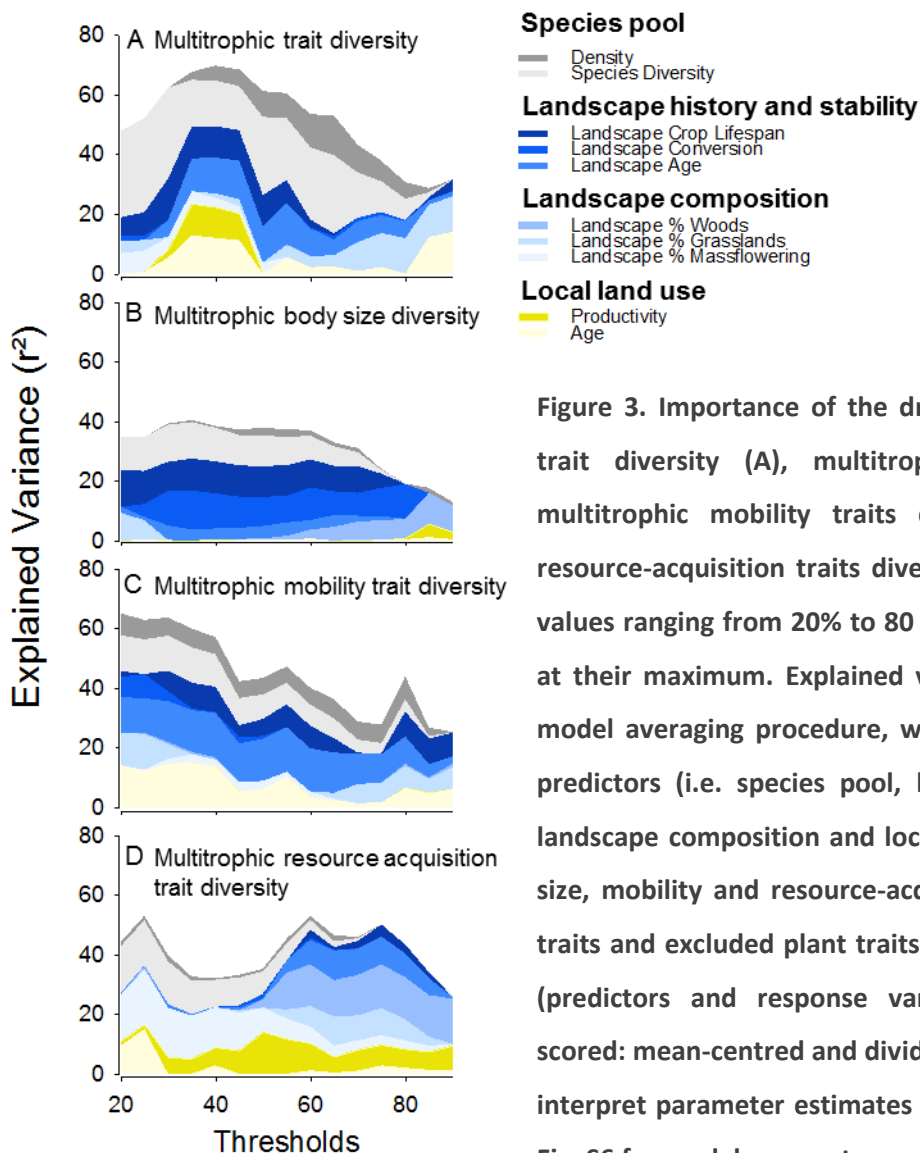
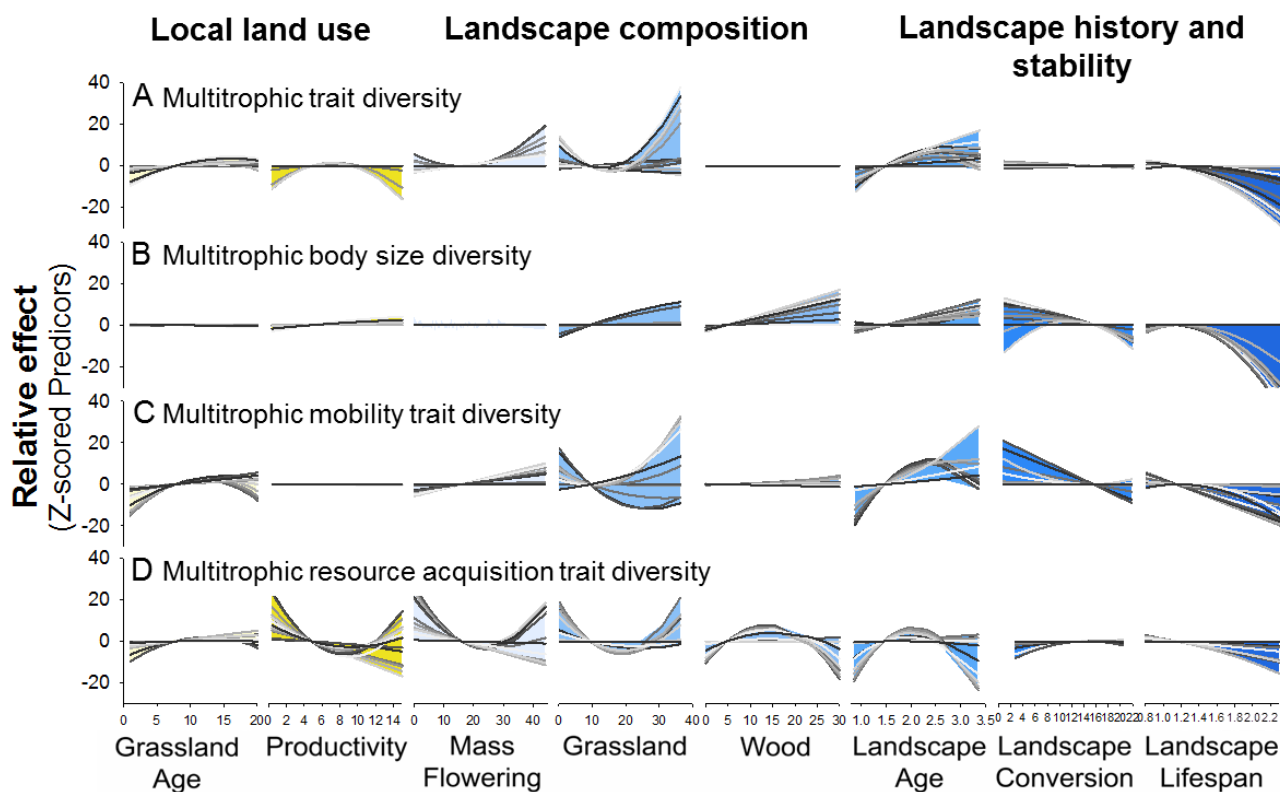


Figure 3. Importance of the drivers of multitrophic functional trait diversity (A), multitrophic body size diversity (B), multitrophic mobility traits diversity (C) and multitrophic resource-acquisition traits diversity (D) for different threshold values ranging from 20% to 80 % of functional diversities being at their maximum. Explained variance ( $r^2$ ), resulting from the model averaging procedure, was calculated for each group of predictors (i.e. species pool, landscape history and stability, landscape composition and local land use). Note that for body size, mobility and resource-acquisition, we focused on animal traits and excluded plant traits from the analyses. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale (see also Fig. S6 for model parameters on average indices).

Multitrophic body size diversity was negatively impacted by the long history of annual cropping (i.e. high landscape conversion level), and positively by the historical stability of grassland fields in the landscape (i.e. high landscape age level), independently of the threshold value considered (explained variance around 25% and 10% respectively) (Figs. 3B & 4B). In landscapes with long history of annual cropping, body size diversity was lower and organisms tended to be smaller. A possible explanation is that body size is negatively associated with key demographical traits such as population size, development time and population growth rate (Brown *et al.* 2004). Highly disturbed landscapes (i.e. long history of annual cropping and low historical stability of grassland fields in the landscape) may have selected for small organisms able to face recurrent disturbances, with important population size, low development time and high population growth rate ('r strategy', MacArthur & Wilson 1967). While the loss of large-bodied organisms in response to land use

intensification has been reported in other studies (e.g. Bartomeus *et al.* 2013; Rader *et al.* 2014), our results indicated that legacy effects associated with the conversion of grasslands into annual crops exacerbate this loss and is a general pattern observed across multiple trophic levels.



**Figure 4.** Effects of local factors, landscape composition and landscape history on multitrophic functional trait diversity (A), multitrophic body size diversity (B), multitrophic mobility trait diversity (C) and multitrophic resource-acquisition trait diversity (D). Lines show models fits for different threshold values ranging from 20% to 80 % of functional diversities being at their maximum. Pale grey lines correspond to the effect of the predictor for low threshold values, while darker lines correspond to the effect of the predictor for higher threshold values. Model predictions were calculated using the model averaging procedure. Note that for body size, mobility and resource-acquisition, we focused on animal traits and excluded plant traits from the analyses. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored : mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale.

Multitrophic mobility-related trait diversity was explained by the age of the grassland (explained variance around 20%) and the age of the landscape (explained variance around 15%) (Fig. 3C), suggesting that temporal dynamics and grassland stability over time are key factors determining the

diversity of mobility traits within communities. Mobility trait diversity increased in old grassland and in landscape dominated by permanent grasslands (Fig. 4A). Habitat stability at both local and landscape scale may favour organisms with low movement abilities to persist in agricultural landscapes (Mouquet *et al.* 2003). In addition, this results also confirmed for multiple trophic levels comparative (Stevens *et al.* 2014) and experimental (Venail *et al.* 2008) studies which indicate that movement and dispersal abilities are key determinant of functional trait diversity in fragmented landscapes.

Landscape composition accounted for around 50% of the explained variance of multitrophic resource-acquisition trait diversity. For high threshold values (when functional trait diversities exceed 55% to 90% of their maximum level), the percentage of grassland cover (around 10% of explained variance) and wood cover (around 20% of explained variance) in the landscape surrounding the focal grasslands enhanced the diversity of resource-acquisition traits (Fig. 3D & 4D). For low to moderate threshold values (when functional trait diversities exceed 20% to 50% of their maximum level), the percentage of mass flowering crop cover (around 20% of explained variance) had a negative effect on resource-acquisition trait diversity.

The presence of diverse source habitats in the surrounding landscape could enhanced the diversity of resource-acquisition traits within communities, by creating landscape-scale mass effect (Leibold *et al.* 2004; Chapter 2) sustaining a flow of functionally contrasting species across communities and providing a more diverse feeding resources across multiple taxa. Conversely, mass flowering crops offer short pulses of resources that select for particular resource-acquisition traits and reduced their diversity (see for instance Diekötter *et al.* 2010). This effect may have important implications for ecosystem multifunctionality (Soliveres *et al.* 2016). For instance, the increase of mass flowering crop in the landscape has been shown to reduce the pollination service in agricultural landscape (Holzschuh *et al.* 2016). The negative effect of mass flowering on multitrophic resource-acquisition trait diversity suggest that the negative effect on pollination could be extended to other important ecosystem services in agricultural landscapes associated with other taxonomic groups (e.g. nutrient recycling or biological control).

Independently from the type of traits under consideration, the historical effect of reintroducing conserving and ploughing artificial grasslands in agricultural landscape (i.e. landscape crop lifespan) had a consistent negative effect on all multitrophic trait diversity indices (explained variance around 15%) (Figs. 3 & 4). Increasing the past cover of sown grasslands in the landscape tended to decrease the present-day multitrophic trait diversity in the focal grassland. This result may

appear at first counterintuitive as shifting from purely annual crop cover to sown grasslands in the landscape may reduce disturbance regime at landscape scale and offer more stable habitats for biodiversity over time (Tschamntke *et al.* 2012). However, sown grasslands are included in crop rotation and are thus regularly ploughed (every 3 to 5 years). Rather than being beneficial to biodiversity, the negative effect on crop life span suggests that sown and temporary grasslands may act as an ‘ecological trap’ in agricultural landscape (Battin 2004; Severns 2011). Our results showed that the negative effect on local multitrophic trait diversity was higher when sown grasslands in the surrounding landscape were getting older. In agricultural landscapes, older grasslands may be particularly attractive and draw diverse communities (Clough *et al.* 2014). Removing old sown grasslands at the landscape scale can create an ecological extinction debt and strongly imperil future biodiversity and associated ecosystem services in agricultural landscapes. Environmental public policy, which encourages to sow grasslands in Europe and elsewhere (e.g. agri-environmental schemes, Chapter 4 “AES”) should pay particular attention on grassland future, and be accompanied by management strategies to avoid future ecological extinction debt when these grasslands are ploughed.

Multitrophic species diversity and density were also important drivers of multitrophic trait diversity (around 30% and 10% of the explained variance, respectively) (Fig. S7). As trait diversity may co-vary with species richness (Laliberté and Legendre 2010), considering the effects of multitrophic species diversity and density in our models allowed us to investigate the net effects of LUI on multitrophic trait diversity and also to evaluate the indirect effects of LUI, through an alteration of the local species pool. Paradoxically, long history of annual cropping (crop conversion) affected positively multitrophic density and species diversity within the focal grasslands, while the landscape age had a negative effect (Fig. S8). This result is consistent with the landscape-moderated concentration and dilution hypothesis (Tschamntke *et al.* 2012), suggesting that spatial and temporal disturbances create transient concentration and dilution effects in remnant habitats. In old landscapes, multitrophic density and diversity could be diluted in the multiple source habitats surrounding the focal grassland, while in disturbed landscapes organisms could be concentrated in the remnant focal grassland. Interestingly, mobility trait diversity was particularly affected by a negative effect of multitrophic density (Fig. S7), where mobility abilities increase for high multitrophic density. This finding scales up density-dependent dispersal mechanisms, observed for single taxonomic groups (Fonseca *et al.* 1996; De Meester & Bonte 2010), across multiple trophic levels.

Our integrated index of multitrophic trait diversity provides an effective measure of vertical functional biodiversity in agricultural systems and allows us to generalise the effects of LUI across multiple trophic levels. While responses of individual taxonomic group strongly differ in magnitude and shape (see Figs. 5 & S9), our study brings out a clear response of overall biodiversity to LUI and demonstrates that a focus on single groups may lead to underestimate sometimes bias LUI effect on biodiversity. Seek for generality might have crucial implications for designing trait-based management procedure to mitigate the effects of LUI on biodiversity and future ecosystem services (Larsen *et al.* 2005; Gagic *et al.* 2015; Soliveres *et al.* 2016). By considering multiple traits, our approach explicitly addresses and disentangles how LUI shape biodiversity through different mechanisms. Overall, our study highlights the importance of legacy effects of LUI and management strategies should be carefully devised to avoid future ecological extinction debt. While agricultural systems could potentially host high functional trait diversity (grasslands where all taxonomic groups are at 50% of their maximum), the persistence of functional diverse communities is predicted to decline with grassland conversion into intensive crop, thus threatening the future provision and stability of important ecosystem services.

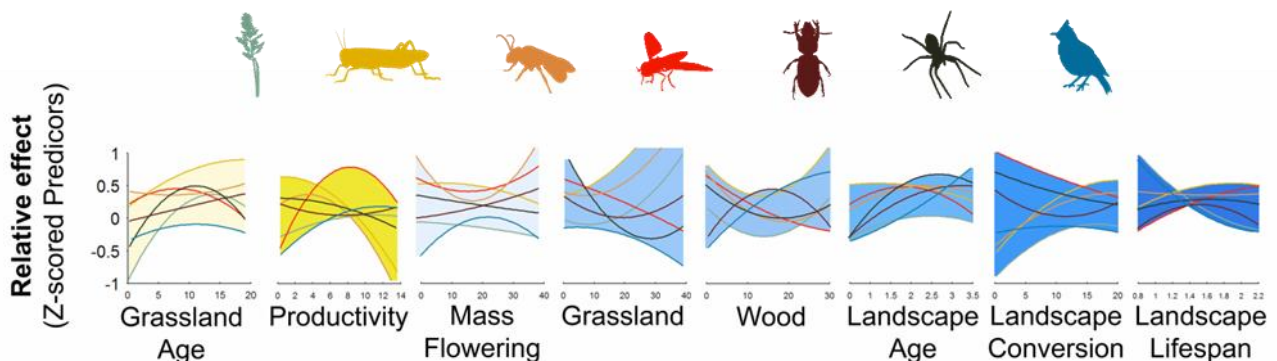


Figure 5. Effects of local factors, landscape composition and landscape history on functional trait diversity for each taxonomic group. Lines show models fits for plants (green), grasshopper (yellow), wild bee (orange), hoverfly (red), carabid beetle (brown), spider (black) and bird (blue). Model predictions were calculated using the model averaging procedure. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored : mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale (see also Fig. S9 for model parameters).



## Acknowledgments

We thank F. Coudray, H. Deraison, Y. Erreca, T. Fanjas-Mercère, J-L. Gautier, L. Gross, N. Guillon, F. Mezerette, S. Pillaud, M. Roncoroni, A. Saintilan, E. Tedesco and the technical services of the Chizé Centre for Biological Studies for field assistance. The study was partly supported by the FarmLand research programme, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004) and the ECODEAL research programme, funded through the 2013-2014 BiodivERsA/FACCE-JPI joint call for research proposals, with the national funders ANR, BMBF, FORMAS, FWF, MINECO, NOW and PT-DLR. G. Le Provost was supported by a region Poitou-Charentes - department Deux-Sèvres PhD grant. N.Gross has received the support of the EU in the framework of the Marie-Curie FP7 COFUND People Programme, through the award of an AgreenSkills + fellowship (under grant agreement n° 609398).

## 5. References

- Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C. F., Prati, D., Gossner, M. M., Tschardtke, T. *et al.* (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 308-313.
- Badenhausser, I. (2012) Estimation d'abondance des criquets (Orthoptera : *Acrididae*) dans les écosystèmes prairiaux. *Annales de la société entomologique de France*, **48**, 397–406.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S. P., Potts, S. G. & Bouget, C. (2014). Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and evolution*, **4**, 370-380.
- Bartomeus, I., Ascher, J. S., Gibbs, J., Danforth, B. N., Wagner, D. L., Hedtke, S. M., & Winfree, R. (2013) Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 4656-4660.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J., Aizen, M., Dickie, I. & Bernard-Verdier, M. (2016) A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional ecology*, doi : 10.1111/1365-2435.12666.
- Barton, K. (2014) MuMIn : Multi-model inference. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Battin, J. (2004) When good animals love bad habitats : ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology*, **18**, 1482-1491.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L., & Öckinger, E. (2014) Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and distributions*, **20**, 591-599.

- 
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Byrnes, J. E., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J. S., Griffin, J. N., Hector, A. *et al.* (2014) Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality : challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 111-124.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L. *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234–242.
- Clough, Y., Ekroos, J., Báldi, A., Batáry, P., Bommarco, R., Gross, N. *et al.* (2014) Density of insect-pollinated grassland plants decreases with increasing surrounding land-use intensity. *Ecology Letters*, **17**, 1168–1177.
- Concepción, E. D., Götzenberger, L., Nobis, M. P., Bello, F., Obrist, M. K., & Moretti, M. (2016) Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography*, doi :10.1111/ecog.02121.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E. *et al.* (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cramp, S. (1977-94) *Birds of the Western Palaearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- De Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D. *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, **15**, 740–747.
- De Meester N, Bonte D. (2010) Information use and density-dependent emigration in an agrobiont spider. *Behavioral Ecology*, **21**, 992–998.
- Deraison, H., Badenhausser, I., Börger, L. & Gross, N. (2015) Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass : an experimental test using grasshoppers. *Functional Ecology*, **29**, 650–661.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S. *et al.* (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**, 167-171.
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V., & Jauker, F. (2010) Oilseed rape crops distort plant–pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 209-214.
- Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A. *et al.* (2015) Chapter Nine-Scaling from Traits to Ecosystems : Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. *Advances in Ecological Research*, **52**, 249-318.
- Flynn, D. F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B. *et al.* (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, **12**, 22-33.

- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R. *et al.* (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570–574.
- Fonseca DM, Hart DD (1996) Density-dependent dispersal of black fly neonates is mediated by flow. *Oikos*, **75**, 49–58.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005) Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, **4**, e1.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. (2003) The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, **53**, 77–88.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C. *et al.* (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20142620.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H. *et al.* (2015) Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, **6**, 8568.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A. *et al.* (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology letters*, **14**, 1062–1072.
- Garnier, E., Navas, M.-L. & Grigulis, K. (2016) *Plant Functional Diversity - Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press, Oxford
- Grime, J. P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Harding, J. S., Benfield, E. F., Bolstad, P. V., Helfman, G. S., & Jones, E. B. D. (1998) Stream biodiversity : the ghost of land use past. *Proceedings of the national academy of sciences*, **95**, 14843–14847.
- Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2015) Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, **282**, 20150002.
- Hinsley S., Bellamy P. (2000) The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds : A review. *J Environ Manage*, **60**, 33–49.
- Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J. P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M. *et al.* (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, **19**, 1228–1236.
- Kormann, U., Rösch, V., Batáry, P., Tschardtke, T., Orci, K.M., Samu, F. *et al.* (2015) Local and landscape management drive trait-mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, **21**, 1204–1217.

- 
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M. *et al.* (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters*, **13**, 597-605.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Larsen, T. H., Williams, N. M., & Kremen, C. (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, **8**, 538-547.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., Bello, F., Berg, M.P., Roux, X. *et al.* (2013) A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 942–948.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. *et al.* (2004) The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- MacArthur, R. and Wilson, E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press
- Martin, A. P., & Palumbi, S. R. (1993) Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **90**, 4087-4091.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P. A. (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity ? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 423–431.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J. & Miller, T. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618–626.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A. *et al.* (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, **520**, 45–50.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Arnell, A. P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S. *et al.* (2016) Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary ? A global assessment. *Science*, **353**, 288-291.
- Pawar, S. (2015) Chapter Eight-The Role of Body Size Variation in Community Assembly. *Advances in Ecological Research*, **52**, 201-248.
- Quantum GIS Development Team (2016) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available at : <http://qgis.osgeo.org>.

R Development Core Team. R : a language and environment for statistical computing (R Foundation for Statistical Computing, 2016).

Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J. M., & Laliberté, E. (2014) The winners and losers of land use intensification : pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Diversity and Distributions*, **20**, 908-917.

Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S. & Detzel, P. (2005) Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species : the Orthoptera of Germany. *Ecography*, **28**, 593–602.

Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 505–514.

Severns, P. M. (2011) Habitat restoration facilitates an ecological trap for a locally rare, wetland-restricted butterfly. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 184-191.

Söderström, B., & T. Part (2000) Influence of Landscape Scale on Farmland Birds Breeding in Semi-Natural Pastures. *Conservation Biology*, **14**, 522–533.

Soliveres, S., van der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Renner, S. C. *et al.* (2016) Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, doi : 10.1038/nature19092

Stevens, V.M., Whitmee, S., Le Gaillard, J.F., Clobert, J., Böhning-Gaese, K., Bonte, D. *et al.* (2014) A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-aquatic animals. *Ecology Letters*, **17**, 1039–1052.

Suding, K., Goldberg, D. E., & Hartman, K. M. (2003) Relationships among species traits : separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, **84**, 1-16.

Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H., Díaz, S., Garnier, E. *et al.* (2008) Scaling environmental change through the community-level : a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125-1140.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65 – 66.

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P. *et al.* (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661-685.

Venail, P.A., MacLean, R.C., Bouvier, T., Brockhurst, M.A., Hochberg, M.E. & Mouquet, N. (2008) Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, **452**, 210–213.

WallisDeVries, M.F., Poschlod, P. & Willems, J.H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe : integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*, **104**, 265–273.

Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation : large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, **150**, 76-85.

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. *et al.* (2005) Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, **20**, 402-409.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F. *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.

Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB & Tilman GD (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 1443–1446.

6. Supporting information

Table S1. Correlations among predictors included in the models (r).

	X	Y	Soil	Grassland age	Productivity	% mass flowering	% grassland	% wood	Landscape age	Landscape conversion	Landscape crop lifespan
X	1.000	0.242	0.587	-0.078	0.191	0.226	0.214	-0.160	0.072	0.212	0.185
Y	0.242	1.000	0.227	-0.360	-0.039	0.148	0.028	-0.534	0.128	0.105	-0.032
Soil	0.587	0.227	1.000	-0.046	-0.013	0.223	0.252	-0.239	-0.149	-0.111	-0.159
Grassland age	-0.078	-0.360	-0.046	1.000	-0.235	-0.147	0.154	0.440	0.208	-0.193	0.176
Productivity	0.191	-0.039	-0.013	-0.235	1.000	0.116	-0.069	-0.082	-0.027	0.229	0.095
% mass flowering	0.226	0.148	0.223	-0.147	0.116	1.000	-0.376	-0.264	-0.277	0.311	0.103
% grassland	0.214	0.028	0.252	0.154	-0.069	-0.376	1.000	-0.105	0.374	-0.472	0.002
% wood	-0.160	-0.534	-0.239	0.440	-0.082	-0.264	-0.105	1.000	-0.064	-0.185	-0.098
Landscape age	0.072	0.128	-0.149	0.208	-0.027	-0.277	0.374	-0.064	1.000	0.187	0.476
Landscape conversion	0.212	0.105	-0.111	-0.193	0.229	0.311	-0.472	-0.185	0.187	1.000	0.609
Landscape crop lifespan	0.185	-0.032	-0.159	0.176	0.095	0.103	0.002	-0.098	0.476	0.609	1.000

**Table S2. Details of the sampling method for each trophic level. Density and species diversity of all taxa were summed at the grassland level and over sampling occasions. All arthropods collected were conserved in alcohol (70%) after identification for trait measurements.**

<b>Trophic level</b>	<b>Taxonomic group</b>	<b>Associated functions and ecosystem services</b>	<b>Sampling method</b>	<b>Sampling intensity and period</b>	<b>References</b>
Primary producers	Plants	Primary producers	% relative cover in 10 quadrats of 1m <sup>2</sup> per field	Twice between May and August	Gross et al. 2013
Herbivores	Grasshoppers	Primary consumers, nutrient recyclers and constitute the bulk of the diet of many birds in farmlands	Removal trapping with a one square meter cage sampler randomly thrown 10 times	Twice in August	Badenhausser 2012, Bretagnolle et al. 2011, Badenhausser et al. 2015
Pollinators	Hoverflies	Pollination and biological control of pests	Six colored pan-traps left in place four days	Twice between April and August	Stephen & Rao 2005, Westphal et al. 2008
	Bees	Pollination	Six colored pan-traps left in place four days	Once in late August	Stephen & Rao 2005, Westphal et al. 2008
Predators	Carabid beetles	Biological control of pests	Five pitfall traps left in place four days	Three times between April and August	Thiele 1977, Marrec et al. 2014
	Spiders	Biological control of pests	Five pitfall traps left in place four days	Three times between April and August	Birkhofer et al. 2008, Podgaiski et al. 2013
Top-predators	Birds	Biological control of pests and patrimonial value	10-minute point counts recording bird species abundance within a 200 meters radius	Twice between April and June	Doxa et al. 2010, Miguet et al. 2013



### Method S3. Morphological trait measurements

#### *Plant functional traits*

Plant functional traits were extracted from a global survey conducted in the LTER study site in 2012 on 25 grasslands representative of the grassland diversity in the studied region. Traits were measured using standardised protocols (Cornelissen *et al.* 2003). Within each of the 25 grasslands, we selected plant species representing more than 80% of the total biomass. We measured above-ground plant functional traits including (i) size and architectural properties: vegetation height (VH), leaf area (LA); (ii) resource acquisition and chemical properties: specific leaf area (SLA). In total, a mean-trait value was available for each trait on 84 plant species measured on 1802 individuals.

#### *Arthropod functional traits*

All measurements were performed using a stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD). All measured individuals have been conserved in ethanol. For all taxonomic groups, we considered a similar set of traits including size-related traits, mobility traits and resource-acquisition traits.

Grasshopper morphological traits were measured on the fifteen dominant species in the study area that represent more than 90 % of all individuals trapped since 2004 (Badenhausser 2012). We measured traits including (i) body size (BS) defined as the length from the head to the femur apex of the posterior legs (Deraison *et al.* 2015); (ii) wing length/body size ratio (Wg:BS) (Heidinger, Hein & Bonte 2010); (iii) incisor strength (IS) (measurements and calculation following Ibanez *et al.* 2013). Ten individuals per species and per sex were measured. Selected individuals were randomly chosen from the pool of individuals collected in 2011. A mean-trait value was available for each trait on the fifteen grasshopper species.

Wild bee morphological traits were measured directly on the individuals sampled in 2014 in the 75 grassland fields. We measured traits including (i) body size (BS) defined as the distance between the wing bases (Greenleaf *et al.* 2007); (ii) wing length/body size ratio (Wg:BS); (iii) glossa length/body size ratio (Gl:BS) (Cariveau *et al.* 2016). The number of individuals captured per grassland was around 51 ( $\pm 47$ ). We selected at most 30 individuals within each grassland. If more than 30 individuals have been captured, we drew randomly 30 individuals. In total, 1050 wild bee individuals were measured.

Hoverfly morphological traits were measured on the seven dominant species collected in 2014. We measured traits including (i) body size (BS) defined as the distance between the wing bases (Greenleaf *et al.* 2007); (ii) wing length/body size ratio (Wg:BS); (iii) proboscis length/body size ratio (Pr:BS) (Fontaine *et al.* 2005; Ekroos *et al.* 2013). Ten individuals per species and per sex were measured. A mean-trait value was available for each trait on the seven hoverfly species.

Carabid morphological traits were measured on the thirteen dominant species. We measured traits including (i) body size (BS) defined as body length (Rusch *et al.* 2015); (ii) wing length/body size ratio (Wg:BS); (iii) mandible/labrum ratio (Md:Lb). Twelve individuals per species and per sex were measured. A mean-trait value was available for each trait on the thirteen carabid species.

Spider morphological traits were measured on the twenty three dominant species. We measured traits following Podgaiski *et al.* 2013 including (i) body size (BS) ; (ii) a ratio made of the front and back legs in order to capture the shape of the legs (L1:L4) ; (iii) the chelicerae length/width ratio (ChL:ChW) to characterize the shape of the chelicerae. Ten individuals per species and per sex were measured. We used individual collected in two consecutive years (2013 & 2014) to avoid any year effect on trait measurement. A mean-trait value was available for each trait on the twenty spider species.

#### *Bird functional traits*

Bird morphological traits were compiled from the literature (Cramp 1977-94) for the fifteen dominant species. We extracted information on (i) body mass as a proxy of body size (BS); (ii) wing length/body size ratio (Wg:BS); (iii) bill length/body size ratio (B:BS). We then computed a mean-trait value for each trait on the fifteen bird species.

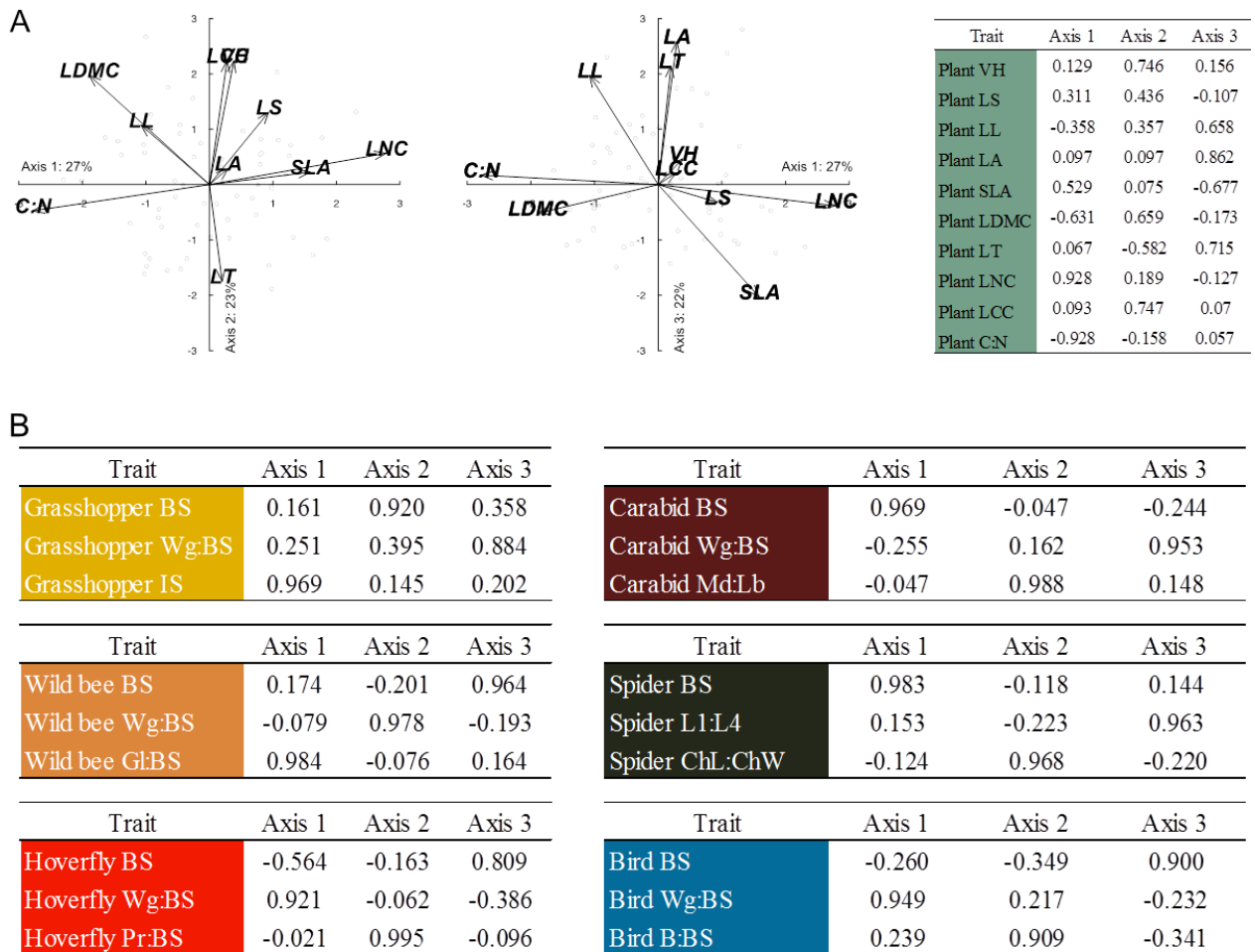


Figure S4. Co-variation of morphological traits along 3 PCA axes (eigenvalue >1) for plants (A) and animals (B). Trait abbreviations are: BS: body size, Wg:BS: wing size vs. body size ratio, IS: incisor strength, Gl:BS: glossa length vs. body size ratio, Pr:BS: prementum length vs. body size ratio, Md:Lb: mandible vs. labrum ratio, L1:L4: 1<sup>st</sup> leg size vs. 4<sup>th</sup> leg size ratio, ChL:ChW: chelicera length vs. chelicera width ratio, B:BS: beak size vs. body size ratio. For plants, we selected three traits related to (i) size and architectural properties: vegetation height (VH) and leaf area (LA); (ii) resource-acquisition and chemical properties: leaf nitrogen content (LNC).

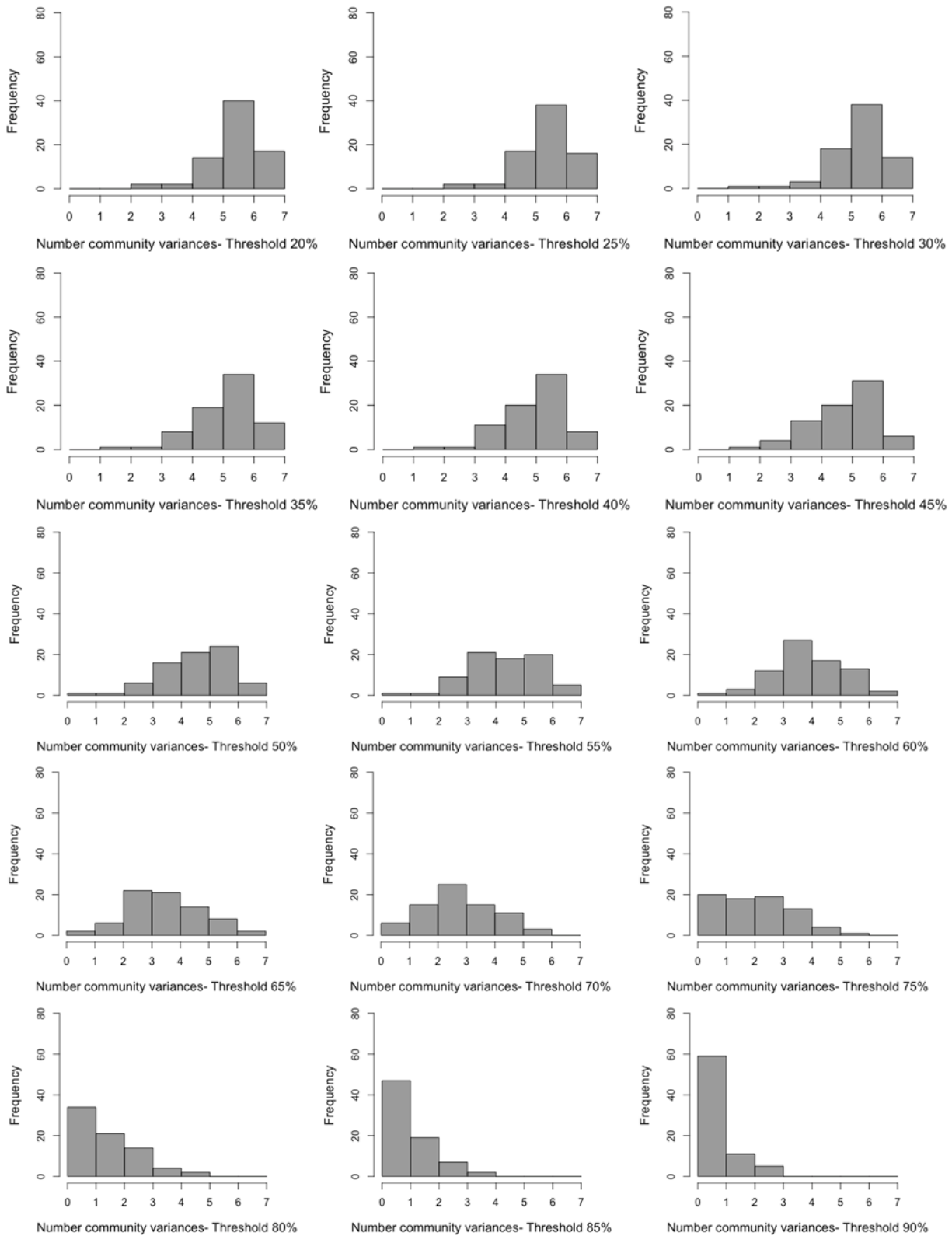


Figure S5. Frequency distribution of the number of community variances being at different thresholds of their maximum (every 5%, between 20% and 90%).

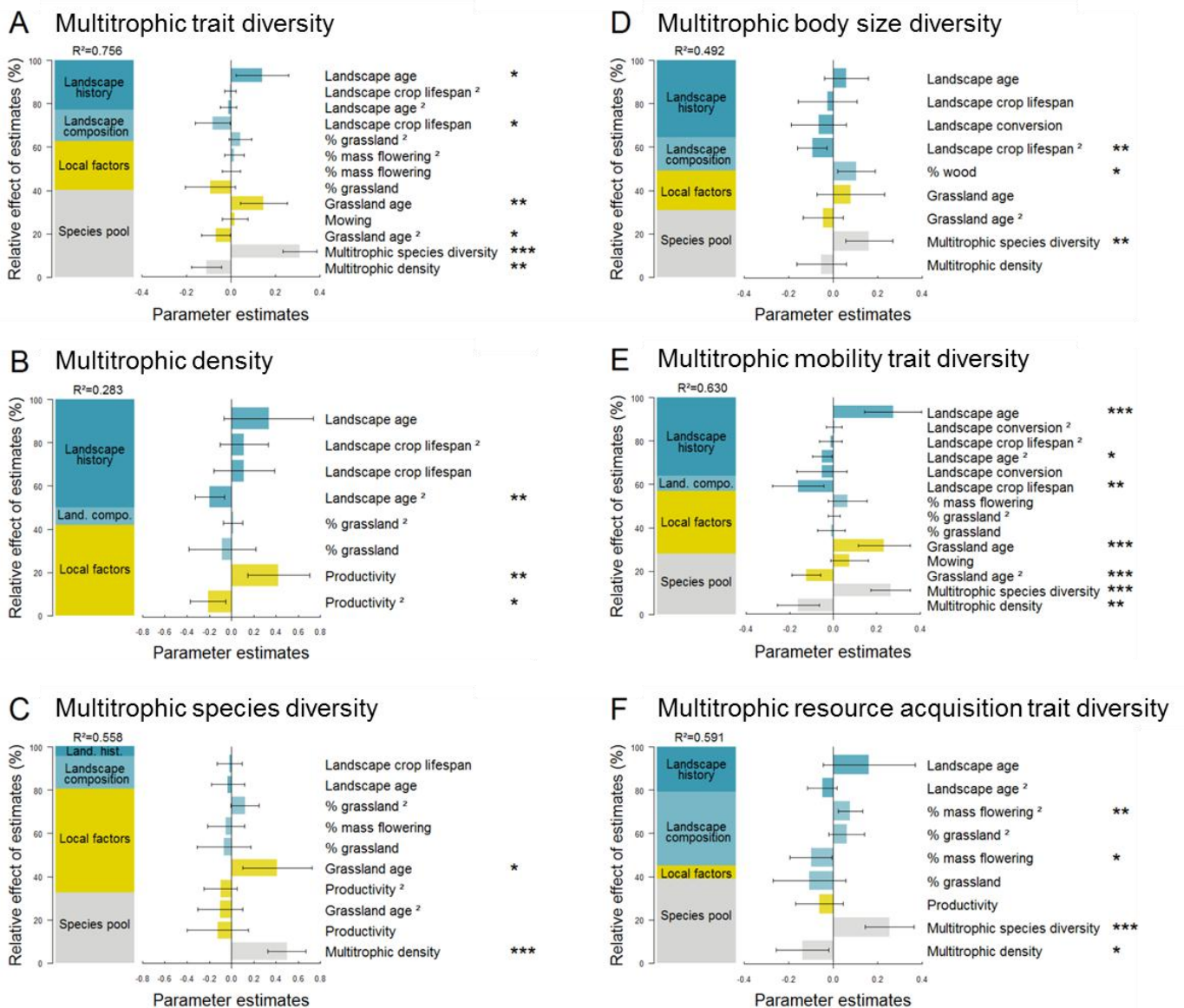


Figure S6. Parameter estimates ( $\pm 95\%$  confidence interval) resulting from the model averaging procedure and relative effects of estimates (%) of each group of predictors (i.e. local factors, landscape composition and landscape history) on the average indices for multitrophic diversity (A), multitrophic density (B), multitrophic species diversity (C), multitrophic body size diversity (D), multitrophic mobility-trait diversity (E) and multitrophic resource acquisition trait diversity (F). P-values of the best selected models for each model parameter are given, \*,  $p$ -value < 0.05; \*\*  $p$ -value < 0.01; \*\*\*  $p$ -value < 0.001. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale.

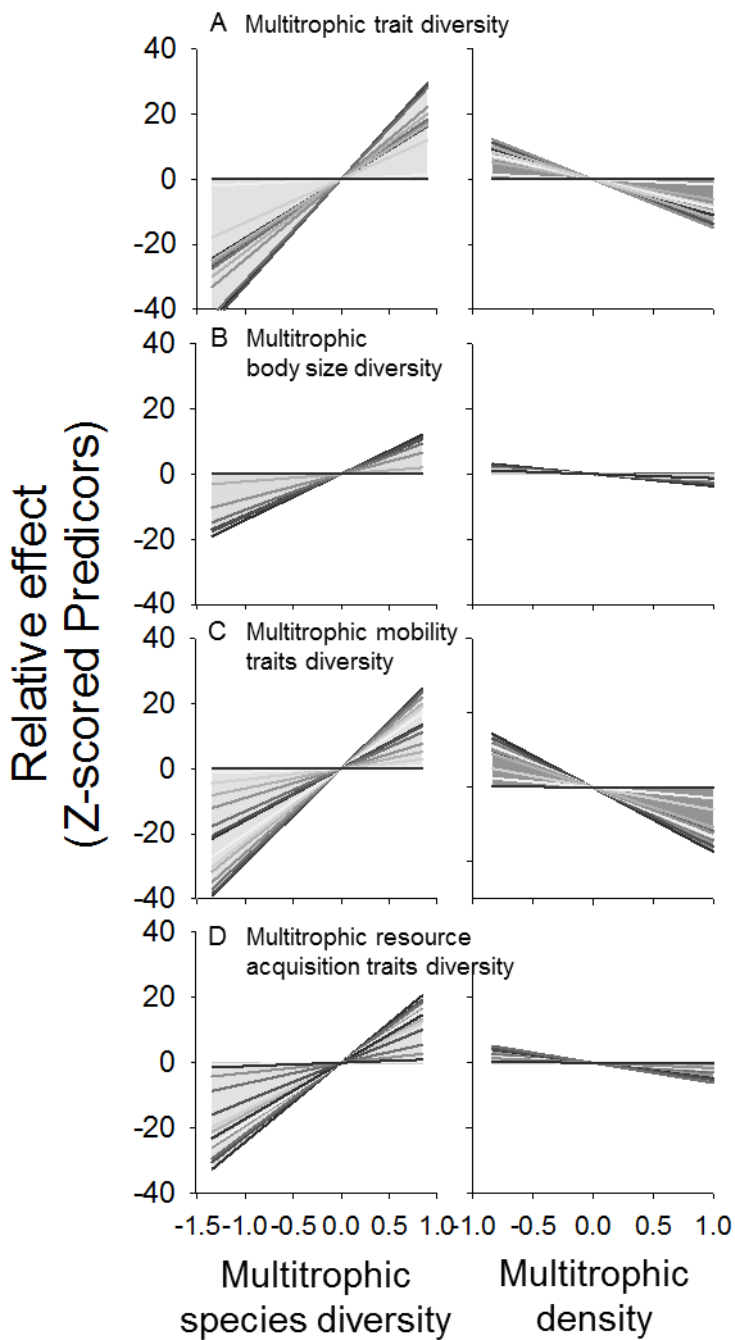


Figure S7. Effects of multitrophic species diversity and multitrophic density on multitrophic functional trait diversity (A), multitrophic body size diversity (B), multitrophic mobility traits diversity (C) and multitrophic resource-acquisition traits diversity (D). Lines show models fits for different threshold values ranging from 20% to 80 % of functional trait diversities being at their maximum. Pale grey lines correspond to the effect of the predictor for low threshold values, while darker lines correspond to the effect of the predictor for higher threshold values. Model predictions were calculated using the model averaging procedure. Multitrophic species diversity and multitrophic density were z-scored.

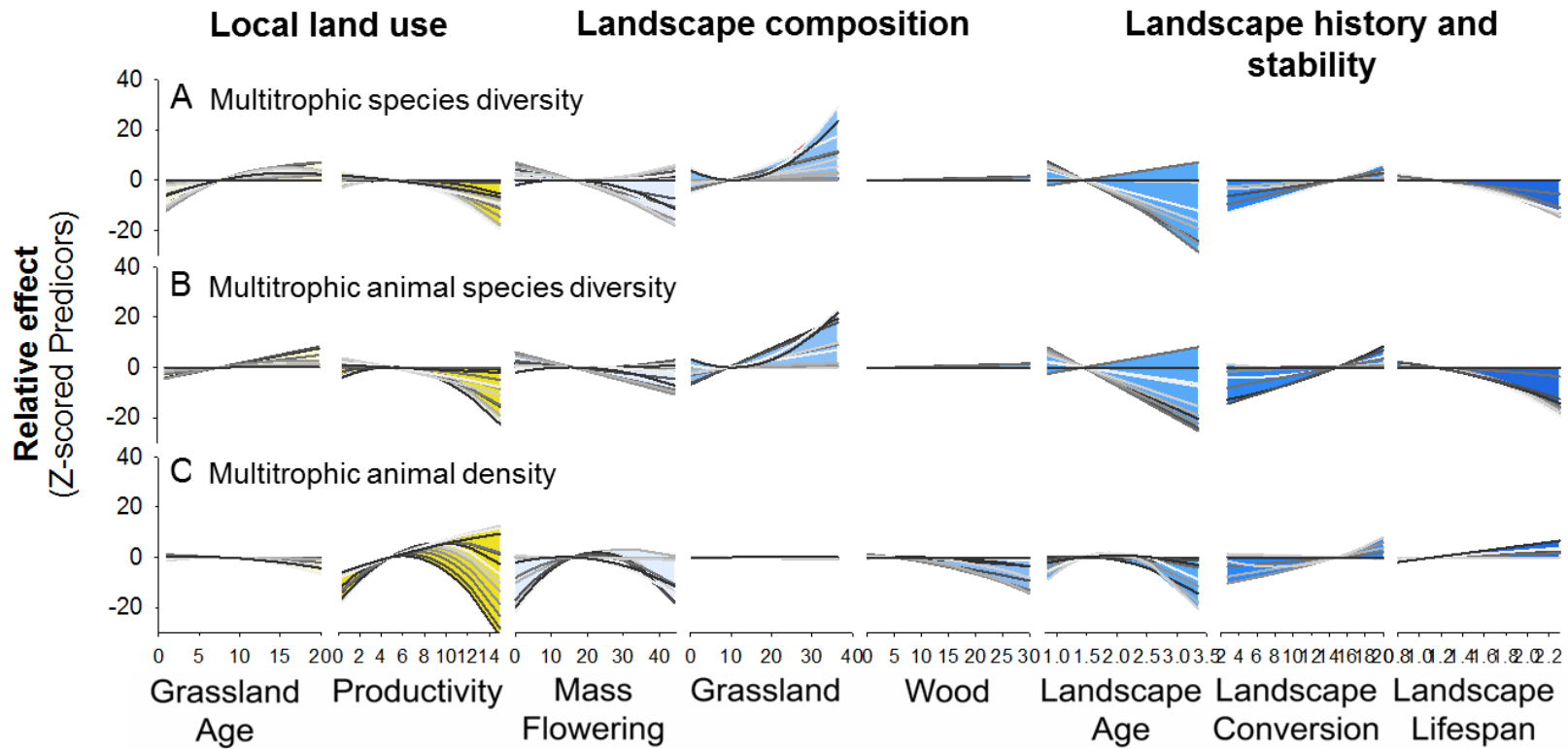


Figure S8. Effects of local factors, landscape composition and landscape history on all taxa multitrophic species diversity (A), multitrophic animal species diversity (B) and multitrophic animal density (C). Lines show models fits for different threshold values ranging from 20% to 80 % of functional trait diversities being at their maximum. Pale grey lines correspond to the effect of the predictor for low threshold values, while darker lines correspond to the effect of the predictor for higher threshold values. Model predictions were calculated using the model averaging procedure.

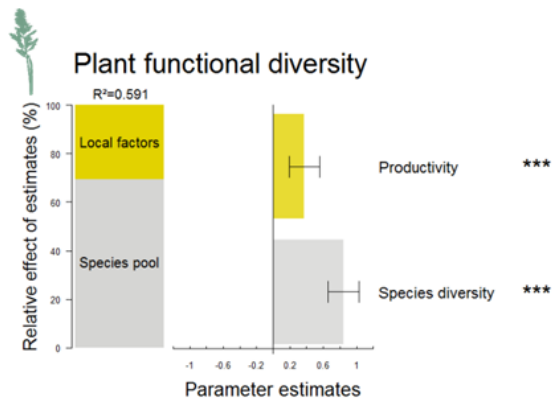
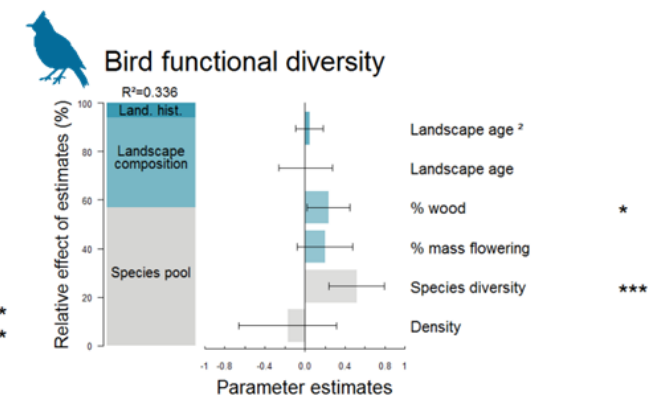
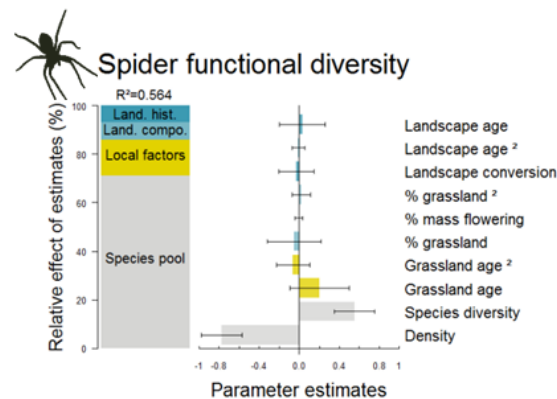
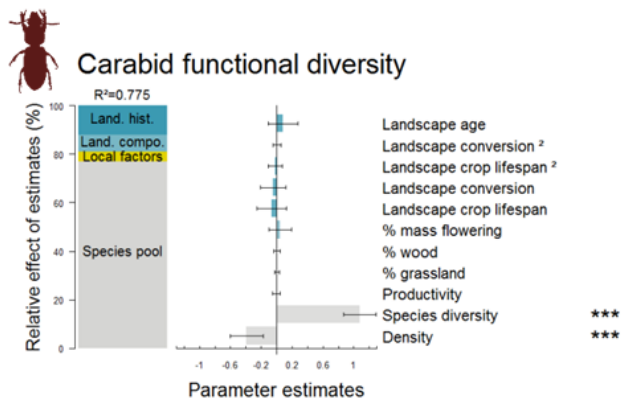
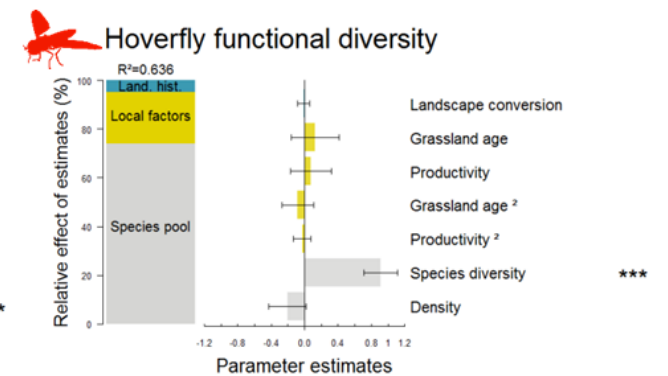
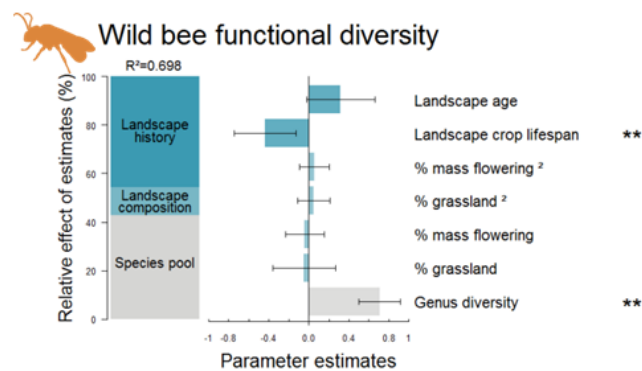
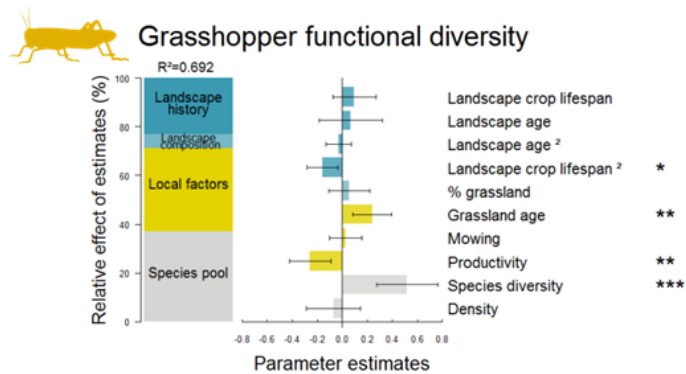


Figure S9. Parameter estimates ( $\pm 95\%$  confidence interval) resulting from the model averaging procedure and relative effects of estimates (%) of each group of predictors (i.e. local factors, landscape composition and landscape history) on plant, grasshopper, wild bee, hoverfly, carabid, spider and bird functional diversity. P-values of the best selected models for each model parameter are given, \*,  $p$ -value < 0.05; \*\*  $p$ -value < 0.01; \*\*\*  $p$ -value < 0.001. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale.

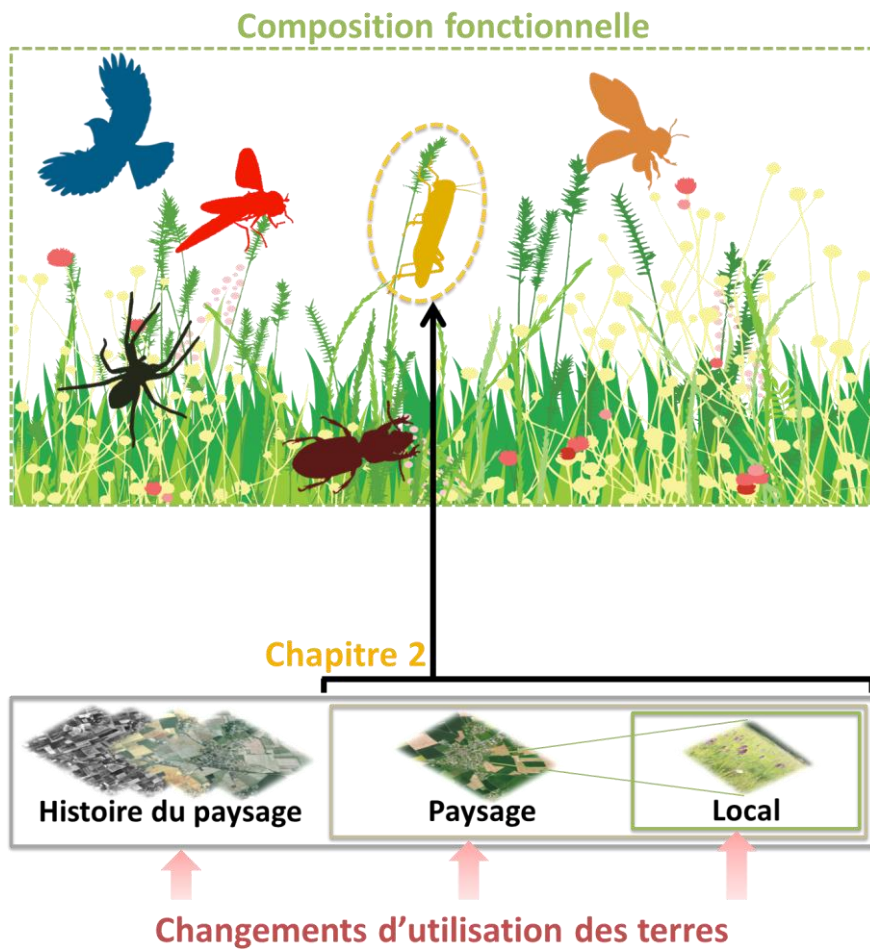






# CHAPITRE 2

## « *Trait matching* » et intensification agricole





**Trait-matching and mass effect determine the functional response of herbivore communities to land use intensification**

Gaëtane Le Provost<sup>1,2,3</sup>, Nicolas Gross<sup>1,2,3,4</sup>, Luca Börger<sup>5</sup>, Hélène Deraison<sup>1,2,3</sup>, Marilyn Roncoroni<sup>1,2,3</sup>, Isabelle Badenhausser<sup>1,2,3</sup>

**In press in *Functional Ecology***

<sup>1</sup> Station d'Ecologie de Chizé – La Rochelle, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360, Villiers en Bois, France

<sup>2</sup> INRA, USC 1339 (Station d'Ecologie de Chizé – La Rochelle – CNRS), F-79360, Villiers en Bois, France

<sup>3</sup> LTER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », CNRS, F-79360, Villiers en Bois, France

<sup>4</sup> Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Ciencias, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Spain

<sup>5</sup> Department of Biosciences, College of Science, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

## 1. Summary

1. Trait-based approaches represent a promising way to understand how trophic interactions shape animal communities. The approach relies on the identification of the traits that mediate the linkages between adjacent trophic levels, i.e. “trait-matching”. Yet, how trait-matching explains the abundance and diversity of animal communities has been barely explored. This question may be particularly critical in the context of land use intensification, currently threatening biodiversity and associated ecosystem services.

2. We collected a large dataset on plant and grasshopper traits from communities living in 204 grasslands, in an intensively managed agricultural landscape. We used a multi-trait approach to quantify the relative contributions of trait-matching and land use intensification acting at both local and landscape scales on grasshopper functional diversity. We considered two key independent functional traits: incisor strength and body size of grasshopper species. Incisor strength, a resource-acquisition trait, strongly matches grasshopper feeding niche. Body size correlates with mobility traits, and may determine grasshopper dispersal abilities.

3. Plant functional diversity positively impacted the diversity of grasshopper resource-acquisition traits, according to the degree of trait-matching observed between plants and herbivores. However, this positive effect was significantly higher in old grasslands. In addition, the presence of specific habitats in the landscape (i.e. wood and alfalfa) strongly enhanced grasshopper resource-acquisition trait diversity in the focal grassland. Finally, grasshopper body size increased with landscape simplification, although the response was modulated by local factors such as soil depth.

4. Trait-matching between plants and herbivores was an important driver explaining the abundance and diversity of resource-acquisition traits within grasshopper communities. However, the presence of specific habitats in the surrounding landscape had also a strong influence on herbivore functional diversity in grasslands. Our study suggests that also mass effects are a central mechanism promoting higher functional diversity within animal communities in highly disturbed anthropogenic systems.

**Key-words :** land use intensification, body size, functional trait diversity, grasshoppers, grassland, incisor strength, metacommunity, plant-insect interactions, resource-acquisition traits

## 2. Introduction

Biotic interactions are a key driver of species coexistence (Tylianakis *et al.* 2008 ; Maire *et al.* 2012 ; Kraft, Godoy & Levine 2015), species diversity within and across communities (Kraft, Valencia & Ackerly 2008 ; Cornwell & Ackerly 2009 ; Gross *et al.* 2013) and ecosystem functioning (Belovsky & Slade 2000 ; Hooper *et al.* 2005 ; Duffy *et al.* 2007 ; Reiss *et al.* 2009 ; Deraison *et al.* 2015a). Understanding the importance of biotic interactions in shaping diverse plant and animal communities is inherently challenging (Gross *et al.* 2009 ; Reiss *et al.* 2009 ; Bartomeus *et al.* 2016 ; Gravel, Albouy & Thuiller 2016), due to the diversity of interactions (Tylianakis *et al.* 2008), and their spatial and temporal dynamics (Mouquet *et al.* 2003 ; Fukami *et al.* 2005). Identifying the ultimate determinants of biotic interactions within and across trophic levels is an emerging horizon in trait-based ecology with important implications for the development of a predictive framework linking biodiversity, trophic interactions and ecosystem functioning (Reiss *et al.* 2009; Lavorel *et al.* 2013; Deraison *et al.* 2015b; Bartomeus *et al.* 2016).

Functional traits are hypothesised to reflect the species niche (McGill *et al.* 2006 ; Devictor *et al.* 2010) and have been successfully used to predict the outcomes of biotic interactions within plant communities, as well as their importance at the community and ecosystem scales (e.g. Gross *et al.* 2009 ; see Funk *et al.* 2016 for a review). Recent studies suggested that trait-based approaches may equally apply to the study of trophic interactions between adjacent trophic levels (Reiss *et al.* 2009 ; van der Plas, Anderson & Olf 2012 ; Lavorel *et al.* 2013 ; Bartomeus *et al.* 2016; Gravel, Albouy & Thuiller 2016). The approach relies on the identification of traits that mediate the existing trophic linkages between adjacent trophic levels (i.e. “trait-matching”, Garibaldi *et al.* 2015 ; Bartomeus *et al.* 2016). Trait-matching has been identified for many organisms (e.g. bird beak size and fruit size, Darwin 1872 ; plant corolla length and bee proboscis length, Fontaine *et al.* 2005 ; Garibaldi *et al.* 2015 ; energy diet and muscle mitochondrial density of marine predators, Spitz, Ridoux & Brind’Amour 2014). However, it is less known how trait-matching explains the abundance and the diversity of animal species across functionally diverse communities (Bartomeus *et al.* 2016).

Animal communities face recurrent disturbances, which may disrupt trophic interactions and decrease their importance in shaping the diversity and abundance patterns within a community (Grime 1973; Tylianakis *et al.* 2008; Valiente-Banuet *et al.* 2015). For instance, the relative importance of biotic interactions may increase with time after disturbance

(Fukami *et al.* 2005). In addition, disturbance can operate at larger spatial scales (e.g. habitat fragmentation), affecting local community assembly by reducing the regional species pool and/or limiting dispersal between communities (e.g. Hillebrand & Blenckner 2002, Leibold *et al.* 2004; Valiente-Banuet *et al.* 2015). Integrating the metacommunity framework (Leibold *et al.* 2004), based on a system of local communities linked by dispersal, into trait-based approaches may help to reveal the relative contribution of trophic interactions and dispersal processes in determining community functional structure (Spasojevic *et al.* 2014).

In intensively managed agricultural systems, species are impacted by disturbance acting at local and landscape scales with important detrimental effects on species abundance, diversity and composition of ecological communities (Newbold *et al.* 2016). This is particularly true for taxa associated with perennial habitats such as grasslands (Clough *et al.* 2014; Kormann *et al.* 2015) because of: i) the direct destruction of their habitat and the increasing scarcity at the landscape level, e.g. due to their conversion to arable land (Kormann *et al.* 2015) ; ii) and the low quality of the remaining habitats due to the replacement of traditional extensively managed grasslands by low plant species richness, highly productive sown grasslands (Wesche *et al.*, 2012). Understanding how grassland functional diversity within and across trophic levels responds to land use intensification at both local and landscape scales is a major concern for both biodiversity conservation and the management of important ecosystem services in farmlands (Larsen *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015).

Grasshoppers represent the largest aboveground arthropod biomass in temperate grasslands (Báldi & Kisbenedek 1997). They have a considerable importance as primary consumers, nutrient recyclers and constitute the bulk of the diet of many birds in farmlands (Bretagnolle *et al.* 2011). The functional diversity of grasshopper communities is a key driver of their impact on plant communities (Deraison *et al.* 2015b) and is highly sensitive to the composition of local plant communities (van der Plas *et al.* 2012 ; Badenhausser *et al.* 2015). Strong matching between the strength of grasshopper mandibles (i.e. incisor strength) and plant leaf toughness has been recently demonstrated (Ibanez *et al.* 2013a). This resource-acquisition trait varies independently from body size and associated mobility traits across grasshopper species (Ibanez *et al.* 2013a ; Deraison *et al.* 2015a). Consequently there is an exciting opportunity to disentangle the effects of trait-matching and dispersal processes on herbivore communities subject to increasing land use intensification at both local and landscape scales.

Here we used a trait-based approach with an extensive and detailed dataset on grasshopper and plant traits, from communities living in 204 sampled grasslands under intensive management regimes, to quantify how local, regional and temporal processes, modulated by land use intensification, impact local herbivore community structure. First, we evaluated the correlation between multiple grasshopper traits across the studied species pool, including grasshopper resource-acquisition traits, body size and mobility traits. Second, we tested the two following hypotheses : (i) the community level distribution of grasshopper resource-acquisition traits will be primarily determined by the functional composition of local (field scale) plant communities according to the trait-matching observed between grasshopper and plant species (Deraison *et al.* 2015a) (Fig. 1, hypothesis a) ; (ii) grasshopper body size and mobility-related traits will be more impacted by landscape parameters than resource-acquisition traits (Fig. 1, hypothesis b). Finally, we aimed to quantify the interactions between local and landscape factors related to land use intensification effects on herbivore communities (Fig. 1, hypothesis b and c). Land use intensification acting at the landscape scale may modulate its effect at the local scale by impacting the grasshopper species pool and the connectivity between grasslands, whereas the presence of source habitats may provide important mass effects (i.e. flows of individuals, Leibold *et al.* 2004 ; Spasojevic *et al.* 2014).



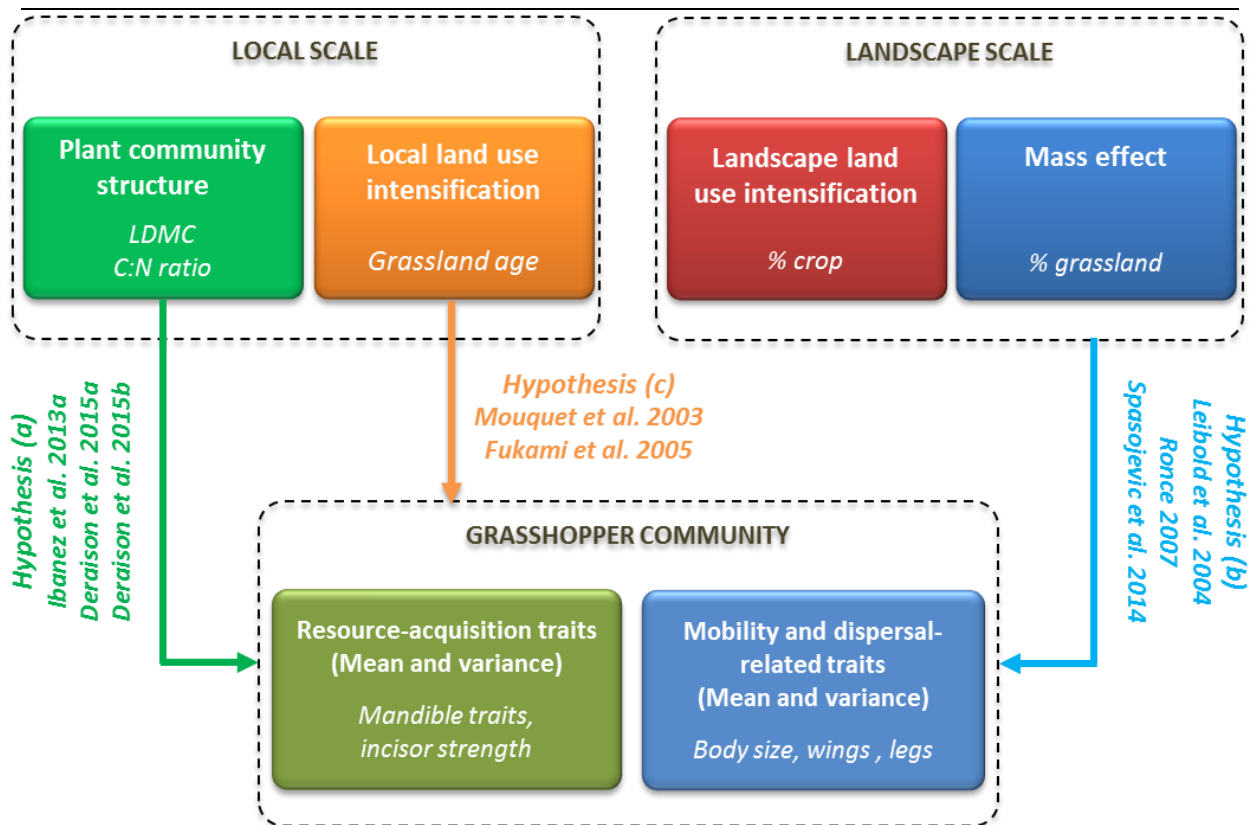


Figure 1. Hypothetical relationships between the functional structure of grasshopper communities and local or landscape factors in intensively managed agricultural landscapes.

**Hypothesis (a):** Herbivore resource-acquisition traits (i.e. mandible traits, incisor strength) are impacted by the functional structure of plant communities. According to plant herbivore trait-matching (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a), plant communities characterised by high leaf dry matter content (LDMC) and C:N ratio will select grasshoppers with strong mandibles. Plant communities characterised by low LDMC will select grasshopper species with weaker mandibles. Functionally diverse plant communities support more diverse herbivore communities (Deraison *et al.* 2015b).

**Hypothesis (b):** Herbivore mobility-related traits (body size, wing length) are impacted by the landscape context. Crop dominated landscapes will select for more mobile grasshopper species (Ronce 2007). The presence of favourable source habitats (e.g. % grassland) may increase grasshopper functional diversity (mass effects, Leibold *et al.* 2004 ; Spasojevic *et al.* 2014).

**Hypothesis (c):** The age of the grassland (time since last ploughing) determines the importance of trophic interactions in shaping the diversity and abundance patterns within herbivore communities (Mouquet *et al.* 2003). Trait-matching will explain grasshopper abundance in old grasslands. In young grasslands, no relationship is expected between plant and herbivore traits due to recent disturbance history (i.e. ploughing) (Fukami *et al.* 2005). Grasshopper functional diversity increases with grassland age (Deraison *et al.* 2015b).

### 3. Methods

#### 3.1 Study area

The study was conducted in the Long Term Ecological Research area “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre” (ZAPVS) located in western France. The ZAPVS site covered 430 km<sup>2</sup> of an intensively managed agricultural plain, mostly dedicated to wheat crop production. In 2011, grasslands covered about 13% of the total surface, and were mainly composed of alfalfa or pure/mixed grass fields of varied age structure (temporary and permanent grasslands). Grasslands were not irrigated and none received any insecticide or herbicide treatment. Soils were mostly composed of karst, with calcareous rocks providing shallow calcareous soils with rather low water retention. Since 1994, land cover has been monitored yearly at the field scale (14 000 fields approximately) by the CNRS research centre of Chizé (Bretagnolle *et al.* 2011). Around 30 categories of crop types were recorded as well as all roads/tracks, towns, forests, rivers and hedges. All information collected has been stored and managed in a Geographical Information System database, running on QGIS v 1.7.3 (QGIS Development Team 2012).

#### 3.2 Plant survey and plant functional traits

A botanical survey was conducted in July 2011 on 204 grasslands, selected randomly across the ZAPVS using our GIS database, in order to quantify grassland botanical diversity over the study area. In each grassland, we used 10 quadrats of 1m<sup>2</sup> located randomly within the grassland field to estimate plant diversity and plant species abundance. In each quadrat the number of species was recorded and a percent cover was visually estimated for each plant species. Relative abundance per species was then calculated as the sum of the species cover in the 10 quadrats divided by the total cover of all species. Selected grasslands represented a wide range of grassland types (13.2 % of pure sown alfalfa  $\leq$  5 years, 24.0 % of grasslands sown with pure grass seed or with seed sets including grass species and alfalfa or clover, 13.7 % of non-sown grasslands  $\leq$  5 years and 49.0 % of permanent grasslands  $>$  5 years), ages (from 1 year to  $>$  17 years) and uses (pasture, set-aside, meadow) in the ZAPVS which translated into a wide range of plant communities at the field scale (see Fig. S1, Appendix S1 in Supporting information).

We focussed on two plant functional traits: leaf dry matter content (LDMC) and leaf C:N ratio. LDMC reflects the biomechanical properties of the leaves (Deraison *et al.* 2015a). Leaf C:N ratio reflects the stoichiometry of the leaves. The traits are positively correlated with leaf toughness (Ibanez *et al.* 2013a) and negatively correlated with leaf thickness (see Fig. S1 in Appendix S1 for plant trait correlations). Together, these two plant traits are good predictors of grasshopper feeding niches (Deraison *et al.* 2015a). Plant trait data was extracted from a local trait database (Deraison *et al.* 2015a) (see Fig. S1, Appendix S1).

### 3.3 Grasshopper survey and grasshopper functional traits

In late July 2011, grasshopper density was estimated as the number of individual grasshoppers per m<sup>2</sup> at the time of maximum adult density in the study area within the 204 surveyed grasslands (Badenhausser *et al.* 2009). Grasshoppers were sampled by removal trapping with a one square meter cage sampler (Badenhausser *et al.* 2009) randomly thrown 10 times within the grassland field. The survey was conducted during the day from 10:00 to 16:00 and when temperatures were > 10°C (Badenhausser 2012). Rain that occurred during sampling survey was noted as it may influence grasshopper activity. All caught grasshoppers were collected by hand and individuals were sexed, identified to species level. All individuals were conserved in alcohol (70%) after identification. In total, we sampled 6484 grasshopper individuals among 17 species.

Grasshopper morphological traits were measured on the fifteen dominant species in the study area that represented more than 90 % of all individuals trapped since 2004 (Badenhausser 2012). We measured grasshopper incisor strength, a trait related to resource-acquisition which is an accurate predictor of grasshopper feeding niche (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a). We also measured traits related to mobility, i.e., body size, which is positively related to dispersal abilities (Reinhardt *et al.* 2005), wing shape and leg length (Harrison 1980).

Twenty individuals per species were measured and for each species we measured ten individuals per sex. Selected individuals were randomly chosen from the pool of individuals collected in 2011. All measurements were performed using a stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD). Body size (mm) (BS) was measured as the length from the head to the femur apex of the posterior legs (Deraison *et al.* 2015a). We also measured wing length (WgL) and area

(WgA), femur length (FmL), width (FmW) and surface (FmS), tibia length (TL) and calculated the ratio between wing area and body size. We measured the different components of incisor strength (IS) following Ibanez *et al.* (2013a):

$$IS = A * \frac{La}{Li} * \frac{1}{Ri} \quad (eqn 1)$$

where Ri is the incisor region length, A the mandible section area, La the length of the adductor muscle lever and Li the length of the incisor lever.

### 3.4 Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the R statistical software (R Development Core Team 2013) version 3.2.1.

#### *Correlation between grasshopper traits*

We performed a principal component analysis (PCA) on grasshopper species traits to evaluate how body size, mobility and resource-acquisition traits were correlated across the studied grasshopper species pool. We used a VARIMAX procedure to maximise the correlations between PCA axes and traits. This approach approximates the functional niche of grasshopper species (Devictor *et al.* 2010) defined as the relative position of each species in the functional trait space.

#### *Characterisation of plant and grasshopper functional diversity in grassland*

We characterised the functional structure of plant and grasshopper communities in each grassland by calculating the community-weighted mean and variance for each trait separately:

$$\text{Community mean } j = \sum_i^n p_{ij} T_i \quad (eqn 2)$$

$$\text{Community variance } j = \sum_i^n p_{ij} (T_i - \text{community mean } j)^2 \quad (eqn 3)$$

where  $p_{ij}$  is the abundance of the species  $i$  in the community  $j$  and  $T_i$  the mean trait value of the species  $i$ . The mean trait value of the community is weighted by the species abundance and reflects the functional identity of dominant species in a given community. The variance of the community is a measure of the functional trait diversity within a given community. Calculated for each trait separately, it is similar to other weighted distance-based indices of functional diversity (e.g. Functional Dispersion, FDis, in Laliberté & Legendre 2010). For

grasshoppers, the community mean value of incisor strength reflects the feeding niche optima while the community variance reflects the feeding niche breadth (Deraison *et al.* 2015b). Community means and variances were calculated following eqn 2 and 3 for incisor strength and for size and mobility traits. For plant species, the community mean and variance values were calculated for LDMC and C:N ratio following eqn 2 and 3. As the community variance values for LDMC and C:N ratio were highly correlated ( $r = 0.72$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ), we used the FDis index of Laliberté & Legendre (2010) as a combined measure of plant functional diversity considering the two traits together.

### *Effect of local and landscape factors on grasshopper functional diversity*

We used multiple regression models to test for the effect of local and landscape factors on the means and variances of grasshopper community traits. We ran separate analyses on the community mean and variance values of the two grasshopper selected traits to test our hypotheses (Fig.1). We included predictors of trait variation at two spatial scales:

- (i) Local (field scale) metrics included the plant community attributes calculated for LDMC and plant C:N ratio (i.e. mean LDMC, mean C:N, FDis). Local land use intensification was characterised by the grassland age (Badenhausser & Cordeau 2012), calculated as the time elapsed since the last ploughing according to our land use GIS database. We also included soil depth categories (ranging from 1 to 4), extracted from the local GIS database, as a potential factor impacting grasshopper population dynamics (microhabitats, thermoregulation, oviposition sites, Uvarov 1977).
- (ii) Landscape scale metrics were calculated in a 1 km-radius buffer centred on each grassland field. The scale of 1 km was chosen to approximate the maximal dispersal distance of the farmland grasshopper species (Reinhardt *et al.* 2005). Spatial data were extracted from the GIS database of the study area using QGIS v. 1.7.3. Landscape scale land use intensification was characterised by the percentage of annual crops within the buffer area (Fig. 1) (Kormann *et al.* 2015). In a first set of analyses (data not shown) we also included the percentage of temporary (i.e. grasslands with an age  $\leq 5$  years, sown with pure grass seed sets such as Ryegrass or with seed sets including grass species and alfalfa or clover, Fig. S1 in Appendix 1) and permanent grassland surfaces (defined as grassland with an age  $> 5$  years) in the landscape. Since the percentage of crop cover was negatively correlated with the

percentage of temporary and permanent grassland cover ( $r = -0.738$ ), we included in the models either the percentage of crop cover or the percentage of grassland cover. As the best-selected models included the percentage of crop cover, we then only considered in the final models the effect of crop cover, i.e. the increasing scarcity of grassland cover at the landscape scale. We also considered a set of important landscape variables to account for any compositional effect of the landscape, including: (i) the percentage of pure alfalfa surfaces, all of which may provide mass effects as source habitats (Leibold *et al.* 2004; Spasojevic *et al.* 2014); (ii) the percentage of vineyard surfaces, which may act as favourable habitats for grasshoppers (Bruggisser, Schmidt-Entling & Bacher 2010); and (iii) the percentage of wood surfaces (i.e. small patches of remnant forests) which may act as barriers to dispersal (Mabelis *et al.* 1994; Gauffre *et al.* 2015).

Landscape metrics ranged from 40-95% for annual crops, 0-36% for temporary and permanent grasslands, 0-23% for alfalfa, 0-3% for vineyard and 0-45% for wood. We also calculated an index of landscape connectivity using the total length (m) of small roads and paths less than four meters wide. This metric is used as a proxy of uncultivated grassy habitats and connectivity between grasshopper source habitats (Badenhausser & Cordeau 2012). The selected landscape variables were not correlated (see Table S1 in appendix S2).

As disturbance due to intensive agricultural practices may alter trait-matching between plants and herbivores, we considered in the model two-way interactions between disturbance covariates at local (grassland age) or landscape (% annual crop) scales and the local scale predictors (soil depth and functional structure of plant communities). Quadratic terms for all predictors were included in order to account for potential non-linear effects.

To correct for additional spatial effects not accounted for by the local and landscape predictors, we included the coordinates of the centroid of each sampled grassland (latitude, X and longitude, Y). Further covariates accounted for sampling conditions were included: weather conditions (rain during the survey), recent mowing events (0/1 factor) and grazing (0/1 factor). The vast majority of grasslands were mown (82% of the sampled grasslands), while some were managed by grazing (18%). As increasing species richness and animal density may bias functional diversity metrics (Mayfield *et al.* 2010), we also included in the models grasshopper species diversity and density.

In a first step, we used a stepwise regression procedure, based on minimising the corrected Akaike information criterion (AICc), to select the most adequate set of polynomial terms.

Then, a model selection procedure based on AICc selection ( $\Delta \text{AICc} < 2$ ) was applied on the resulting full models to select the best predictors most supported by the data using the function *dredge* in the R package *MuMIn* (Barton 2014). Model averaging was performed based on AICc weight when multiple models were selected. Model residuals were inspected for constant variance and normality. All variables (predictors and response variables) were standardised (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale (Schielzeth 2010).

To evaluate the relative importance of the predictors under consideration as drivers of the grasshopper community structure, we calculated the relative effect of the parameter estimates for each set of predictors. This method is similar to a variance decomposition analysis since we z-scored all predictors prior to analysis.

## 4. Results

### 4.1 Functional axes of specialisation among grasshopper species

The Principal Component Analysis (PCA) identified two main independent axes of functional specialisation that jointly accounted for 84% of the total variance among grasshopper species traits (Fig. 2, see also Table S2 in Appendix S3). The first PCA axis (67% of variance explained) was positively correlated with mobility-related traits - body size (BS), wing size (Wg), tibia length (Tbl), femur length (Fml), femur width (Fmw) and femur surface (Fms). The second PCA axis (17% of variance explained) was positively correlated with resource-acquisition traits - incisor strength (IS) and the ratio between the length of the adductor muscle lever and the length of the incisor lever (La/Li). In agreement with previous studies (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a), we confirmed that resource-acquisition traits varied independently from mobility-related traits (body size and other mobility traits) across the studied grasshopper species pool. Consequently, for the subsequent analyses, we selected the two traits, incisor strength and body size, as functional markers of the two functional axes of specialisation, to investigate herbivore community responses to land use intensification.

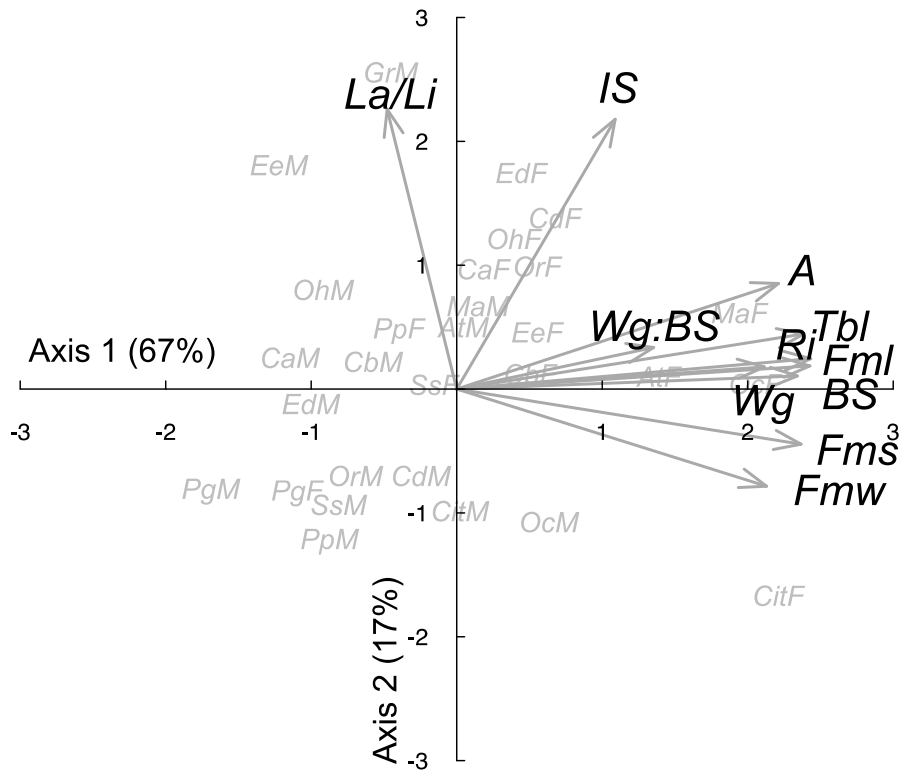


Figure 2. Co-variation between male and female grasshopper species traits in a principal component analysis (PCA). The two orthogonal axes explain respectively 67% and 17% of the total variance. Traits are in italic black, species are in grey. Traits abbreviations: A, mandible section area ( $\text{mm}^2$ ); IS, incisor strength; La/Li, ratio between La the length of the adductor muscle lever and Li the length of the incisor lever; Ri, incisor region length ; BS, body size (mm); Fml, femur length (mm); Fmw, femur width (mm); Fms, femur surface ( $\text{mm}^2$ ); Tbl, tibia length (mm); Wg, wing size ( $\text{mm}^2$ ); Wg:BS, ratio between wing and body size ( $\text{mm}^2$ :mm). Grasshopper species abbreviations are As: *Aiolopus strepens*, At : *Aiolopus thalassinus*, Ca : *Chorthippus albomarginatus*, Cb : *Chorthippus biguttulus*, Cd : *Chorthippus dorsatus*, Ci : *Calliptamus italicus*, Ed : *Euchortippus declivus*, Ee : *Euchortippus elegantulus*, Gr : *Gomphocerippus rufus*, Ma : *Mecostethus aliaceus*, Oc: *Oedipoda caerulescens*, Oh: *Omocestus haemorhoidalis*, Or : *Omocestus rufipes*, Pp : *Pseudochorthippus parallelus*, Pg : *Pezotettix giornae* and Ss : *Stenobothrus stigmaticus*. We added M for male and F for female.



### 4.2 Effect of local and landscape factors on grasshopper resource-acquisition trait

Both local and landscape factors were related to variation in community mean incisor strength and variance of incisor strength (Fig. 3; see also Tables S3 and S4 for more details about model selection and model parameters in Appendix S4), with an  $R^2 = 0.29$  and  $0.51$ , respectively, for the top models (AICc-based model selection, see Appendix S4). Interestingly, over 50% of the variance explained for mean incisor strength was due to local variables, while for the community variance of incisor strength it was largely due to landscape variables (around 60% of the explained variance Fig. 3).

Specifically, plant community traits and grassland age accounted for 50% of the explained variance of mean incisor strength (Fig. 3a), mostly due to a positive effect of plant community mean leaf dry matter content (LDMC) (30% of explained variance,  $p$ -value $<0.001$ ). This suggests that plant communities with tough leaves (high LDMC) favour grasshopper species with strong incisors. In addition, grassland age had a negative effect on the mean incisor strength (explained variance 12%,  $p$ -value=0.016), suggesting that in older grasslands the abundance of grasshoppers with weaker incisors increased. Landscape variables accounted for 40% of the explained variance.

The variance of incisor strength of grasshopper communities was related to local variables accounting for 24% of the explained variance, without interactions (Fig. 3b). Local effects were determined by a positive effect of plant functional diversity (FDis, explained variance 18%,  $p$ -value $<0.001$ ), indicating that functionally diverse plant communities host more diverse herbivore communities. This effect is modulated by the grassland age (explained variance 10%), where old and functionally diverse plant community maximised the variance of incisor strength (Fig. 4). Landscape variables accounted for 59% of the explained variance, given by a positive effect of wood ( $p$ -value $<0.001$ , see also Fig. S2 in Appendix S5) and alfalfa ( $p$ -value=0.034) cover in the surrounding landscape.

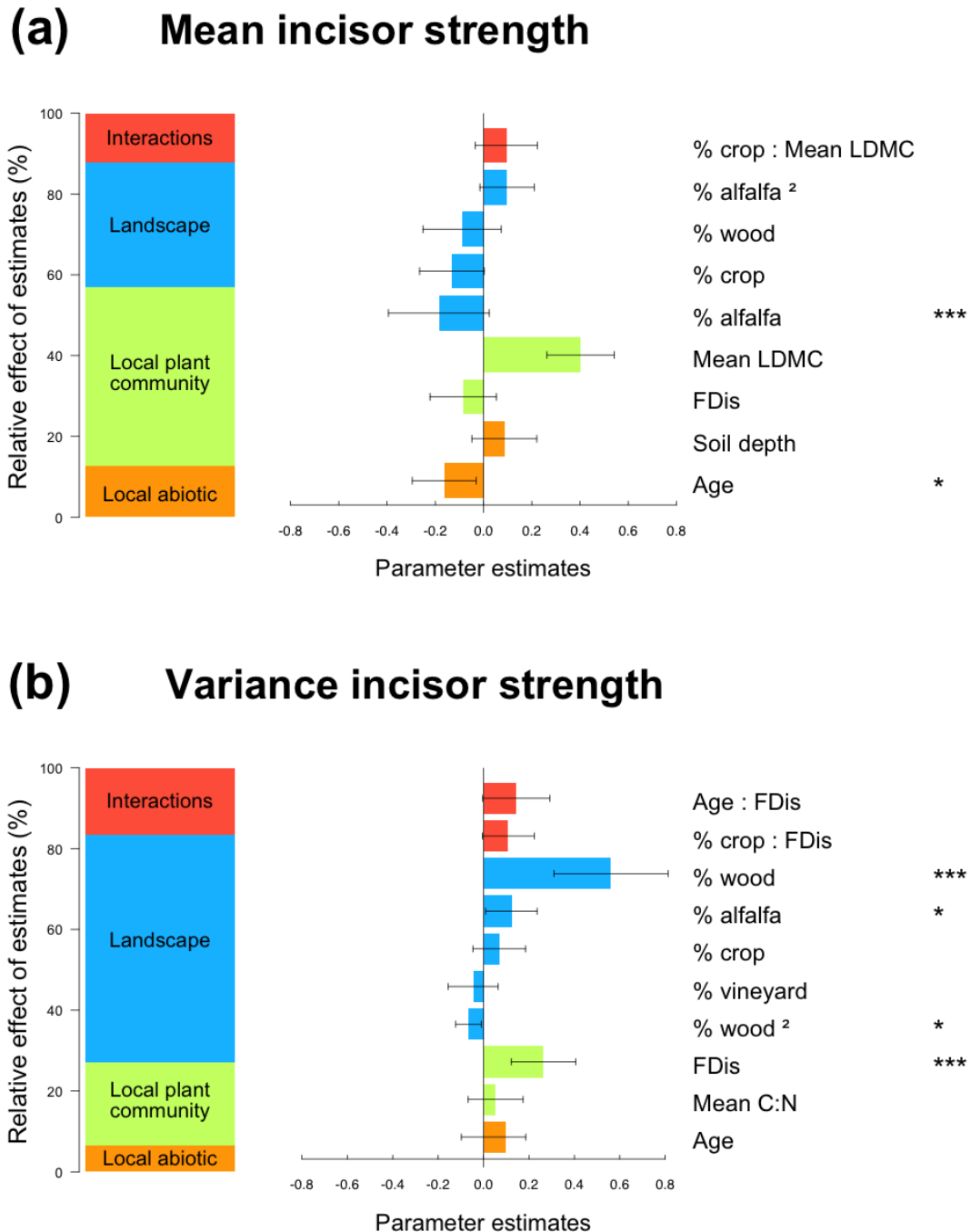
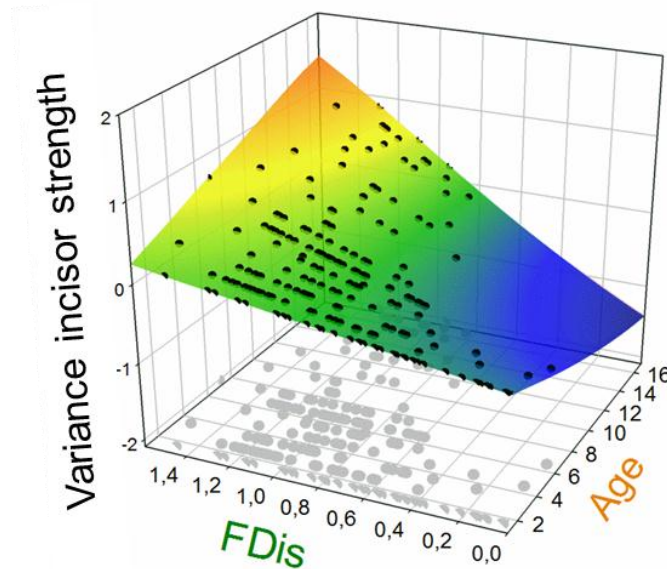


Figure 3. Parameter estimates ( $\pm$  95% confidence interval) resulting from the model averaging procedure and relative effects of estimates (%) of each group of predictors (i.e. local abiotic variables, local plant community, landscape variables) and their interactions on community mean incisor strength (a) and community variance incisor strength (b). P-values of the best selected models for each model parameter are given, \*, *p*-value < 0.05; \*\*, *p*-value < 0.01; \*\*\*, *p*-value < 0.001. Grasshopper community variance incisor strength was log-transformed and all explanatory variables were scaled (see also Tables S3 and S4 for more details in model selections and model parameters in Appendix S4).



**Figure 4.** Predicted community variance incisor strength (response surface) as a function of plant functional diversity (FDis) and the age of the grassland since the last ploughing event. The response variable is scaled to facilitate comparisons (see also Table S4, Appendix S4 for model parameters). Black dots indicated predicted values for each sampled grassland.

#### 4.3 Effect of local and landscape factors on grasshopper body size

Both local and landscape factors and their interactions were related to variation in grasshopper body size (Fig. 5, see also Tables S3 and S4 for more details about model selection and model parameters in Appendix S4), with an  $R^2 = 0.29$  and  $0.40$ , respectively, for the top models (AICc-based model selection, see Appendix S4). For the mean body size of grasshopper communities, local variables accounted for around 30% of the explained variance, while landscape variables explained around 30% of the explained variance, with the remaining 40% due to interactions between local and landscape variables (Fig. 5a).

The mean body size increased with a higher percentage of vineyards in the surrounding landscape ( $p$ -value=0.002, explained variance 15%) and in grasslands with deeper soils ( $p$ -value=0.001, explained variance 16%). In addition, the effect of the percentage of annual crops in the landscape was modulated by soil depth ( $p$ -value = 0.05) and plant FDis ( $p$ -value = 0.006) (see interactions in Fig. S3, Appendix S5). Body size increased with the landscape-level proportion of crop cover in shallow soil and in grasslands characterised by low FDis (Fig. S5a). There was a significant interaction between grassland age and soil depth ( $p$ -

value=0.006, Fig. 5). When increasing grassland age, body size decreased in deep soils while it tended to increase in shallow soils (Fig. S3 in Appendix S5).

For the variance of body size in grasshopper communities, local variables accounted for 60% of the explained variance and landscape variables for the remaining 40% (Fig. 5b). Soil depth had a negative effect on the variance of grasshopper body size (p-value=0.001, explained variance 23%), which suggests that grasshopper communities are less functionally diverse in grasslands established on deep soil. Plant mean C:N ratio had a positive effect on the variance of body size (p-value=0.005, explained variance 20%), suggesting that grasshopper communities are more functionally diverse in grasslands with a high C:N ratio. The percentage cover of vineyard in the surrounding landscape had a positive effect on the variance of body size (p-value=0.006, explained variance 17%), as did the percentage cover of alfalfa, albeit with a quadratic effect (p-value=0.010, explained variance 17%), leading to a decreasing variance in landscapes with higher alfalfa cover (see Fig. S4 in Appendix S5).

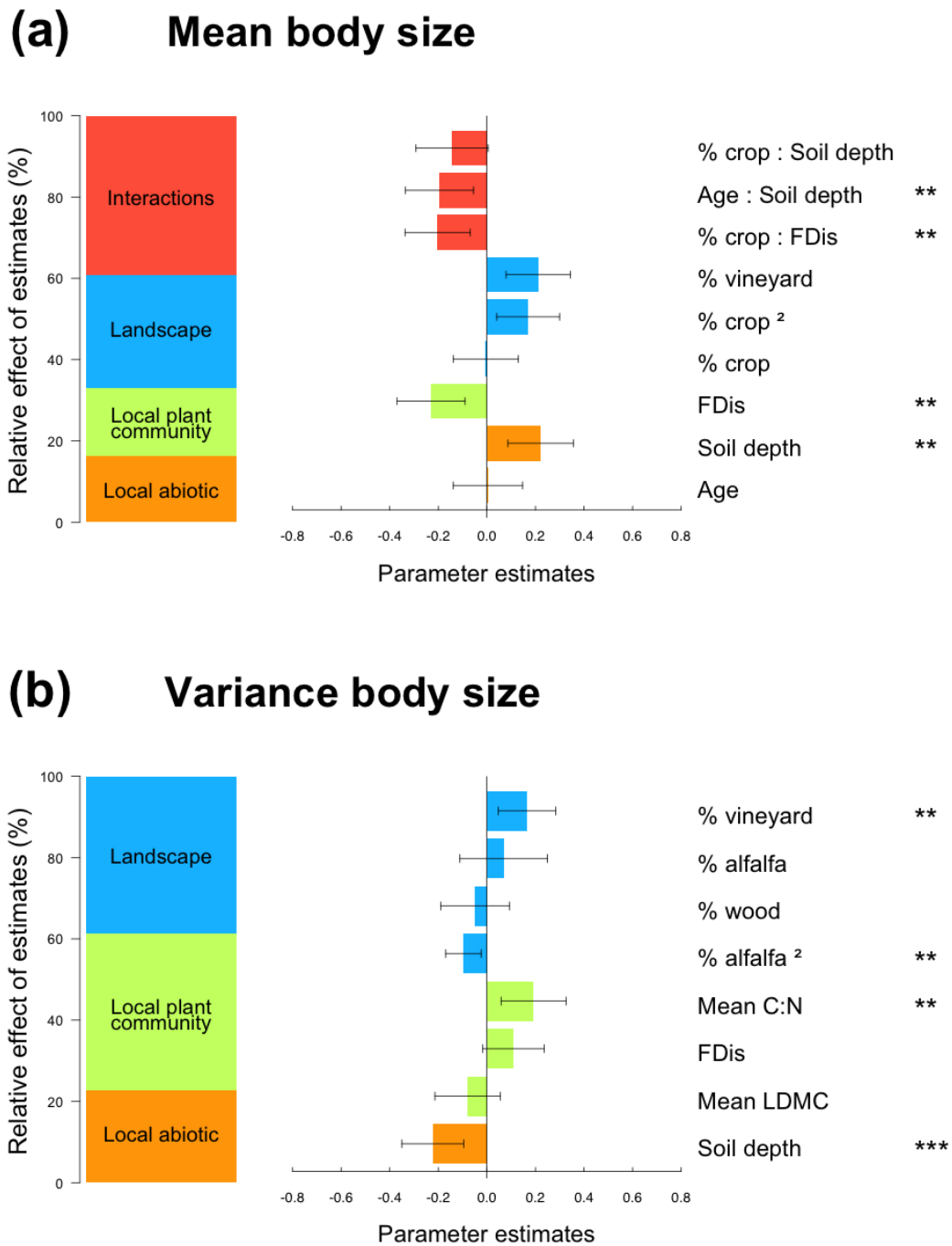


Figure 5. Parameter estimates ( $\pm 95\%$  confidence interval) resulting from the model averaging procedure and relative effects of estimates (%) of each group of predictors (i.e. local abiotic variables, local plant community, landscape variables) and their interactions on community mean body size (a) and community variance body size (b). P-values of the best selected models for each model parameter are given, \*,  $p$ -value < 0.05; \*\*  $p$ -value < 0.01; \*\*\*  $p$ -value < 0.001. Grasshopper community variance body size was log-transformed and all explanatory variables were scaled (see also Tables S3 and S4 for more details in model selections and model parameters in Appendix S4).

## 5. Discussion

We used a multi-trait approach to quantify the relative contribution of trait-matching and land use intensification to animal functional diversity. We showed that trait-matching between plants and herbivores is an important driver explaining the abundance and diversity of resource-acquisition traits within herbivore communities. However, herbivore functional diversity in grasslands cannot be understood without taking into account the presence of specific habitats in the surrounding landscape (Figs. 3 and 5). This suggests that mass effects (*sensu* Leibold *et al.* 2004) are a central factor determining trait diversity in herbivore communities.

### 5.1 Trait matching and herbivore diversity of resource-acquisition traits

Trait-matching between plant and herbivore species explained herbivore trait abundance and diversity within communities. Consistent with predictions (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a), increasing leaf toughness within plant communities led to an increase in the abundance of grasshopper species with strong incisors while plant communities with softer leaves promoted the abundance of grasshopper species with weaker incisors (Fig. 3a). Similarly, increasing plant functional diversity increased the functional diversity of resource-acquisition traits in herbivore communities (Fig. 3b). These two results suggest that incisor strength is a key trait explaining feeding niche partitioning within and between herbivore communities.

Leaf toughness, positively correlated with LDMC (Ibanez *et al.* 2013a), has been hypothesised to act as a physical barrier trait against herbivory, whereby grasshoppers characterised by weak incisor strength are not able to eat tough leaves (Clissold 2007). Following this hypothesis, plant communities with soft leaves (low LDMC) would be expected to support more diverse herbivore communities than plant communities with tough leaves (high LDMC), suggesting a negative correlation between plant community leaf toughness and herbivore functional diversity (Ibanez *et al.* 2013b). Yet, we did not observe such relationships but rather a positive effect of plant trait diversity on herbivore functional diversity (Fig. 3b). This result is consistent with the feeding niche complementarity hypothesis (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a), whereby increasing the availability of different feeding niches facilitates the coexistence of grasshopper species characterised by

contrasting incisor strengths and feeding preferences. To the best of our knowledge, our study is therefore one of the few able to explicitly link trait-matching to abundance.

### 5.2 Resource-acquisition traits, local disturbance and landscape context

Grassland age modulated the effect of trait-matching on the functional structure of herbivore communities (Fig. 4). The positive effect of plant diversity on the diversity of resource-acquisition traits is maximised in older grasslands (Fig. 4) suggesting that the importance of trophic interactions in structuring herbivore communities may increase with time. This result echoes previous studies on the role of assembly time in shaping patterns of plant diversity (e.g. Chase 2003; Fukami 2004). Trophic interactions in grasshopper communities were considerably more affected by field-scale disturbance (i.e., time since the last ploughing) than by landscape disturbance. This may indicate that assembly time is more important than dispersal limitation due to increased annual crop cover in the landscape even in highly simplified agricultural landscapes, at least at the spatial scales considered in our study area.

In addition to trait-matching, the functional diversity of herbivore traits within communities was explained to a large extent by landscape-scale mass effects (Leibold *et al.* 2004), i.e., the presence of specific habitats in the surrounding landscape sustaining a flow of functionally contrasted species across communities. This suggests that mass effects are central factors determining functional diversity within herbivore communities. It also suggests that the functional-trait approach needs to incorporate more than local niche-based processes and would benefit from considering metacommunity processes, such as dispersal and mass effects, to fully understand community assembly in fragmented landscape (see also Martins *et al.* 2014, Gámez-Virués *et al.* 2015).

Specifically, the percentage of wood and alfalfa cover in the landscape surrounding focal grasslands had strong impacts on the functional diversity of resource-acquisition traits (up to 60% of the explained variance, Fig. 3b). Although few grasshopper species are forest species in temperate systems (Uvarov 1977), the presence of woods in the landscape surrounding the focal grasslands is favourable for specific species (e.g. *Gomphocerippus rufus*, *Pezotettix giornae* in wood edges, Bellmann & Luquet 1995) with extreme incisor strength values (Fig. 2). Similarly, artificial grasslands dominated by alfalfa, a plant characterised by soft leaves (Deraison *et al.* 2015a), can support large populations of *Calliptamus italicus* (Badenhausser

2012), a grasshopper species with weak incisors (Deraison *et al.* 2015a). Thus grasshopper species with contrasted trait values, associated with woods and alfalfa fields present in the surrounding landscape, may disperse and enhance functional trait diversity in focal grasslands.

### 5.3 Herbivore body size and landscape simplification

We partially validated our hypothesis that simplified landscapes dominated by annual crops select for larger (more mobile) herbivore species (Fig. 1, hypothesis b, Fig.5, Fig S3). However, the body size response to increasing annual crop cover was modulated by local factors (significant interactive effect between local and landscape predictors, see Fig. 5). Contrary to incisor strength for which a direct linkage with grasshopper feeding niche has been identified, body size is an integrative trait related to multiple facets of animal species physiology and ecology (e.g. metabolism, Brown *et al.* 2004; thermoregulation, Uvarov 1977; mobility and dispersal, De Bie *et al.* 2012, Chappell & Whitman 1990; and stoichiometry Hillebrand *et al.* 2009; Deraison *et al.* 2015a). This may explain the interactive effect observed between local and landscape factors on body size distribution within grasshopper communities. While further investigations are needed to fully understand the interactive effect of local and landscape factors, our results suggested two independent ways by which local and landscape factors shape herbivore body size:

(i) A significant interaction between annual crop cover and soil depth (Fig. S3) may suggest that mobility and microclimatic niches of grasshopper species modulated body size responses to land use intensification (Kéfi *et al.* 2012; De Bie *et al.* 2012). Shallow soils provide local microclimatic conditions for grasshoppers to warm up and may favour the abundance of large grasshoppers in simplified landscapes characterised by high movement abilities and high thermal demand (such as *C. italicus*, a species mentioned as open-landscape grasshoppers) (Uvarov 1977; Chappell & Whitman 1990). This observation might be further supported by the positive effect of vineyards on grasshopper body size (Fig. 5). Remnant vineyards are known to provide specific habitats to warm up for large grasshoppers characterised by high movement abilities, such as Oedipodae species originated from Mediterranean areas (e.g. *Oedipoda caerulescens*, *Aiolopus thalassinus*, see Uvarov 1977). On the contrary, deep soils in complex landscapes are generally associated to wetlands in our study site, which provide habitat for large grasshopper species characterised by a lower



thermal demand (such as such as *Mecosthetus parapleurus* and *Stethophyma grossum*) (Uvarov 1977; Chappell & Whitman 1990).

(ii) We also found a significant effect of plant mean C:N ratio on the variance of grasshopper body size (Fig. 5). Body size is not directly related to feeding preferences of grasshoppers (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a). However, large grasshopper species (e.g. *C. italicus*) are characterised by lower C:N ratio and higher N demand than smaller species (Hillebrand *et al.* 2009; Deraison *et al.* 2015a). At the community level, the relationship between grasshopper body size and their C:N stoichiometry may explain the response of body size variance to plant C:N ratio. A local effect of plant C:N ratio is also consistent with the detection of a significant effect of alfalfa cover at the landscape scale on body size variance (Fig. 5), a perennial crop characterised by low C:N ratio (Fig. S1). Grasshopper stoichiometry may represent an additional dimension, yet unexplored, by which herbivore communities respond to land use intensification acting at both local and landscape scales. Investigating the interplay between microclimatic niches, herbivore stoichiometry and mobility may offer promising perspectives to understand how body size of ectothermic species varies within and across communities.

### 5.4 Implications for trait-based approach and consequences of land use intensification

Resource partitioning between co-occurring species is a central hypothesis to explain observed species coexistence (Chesson 2000) and associated high functional diversity within plant (Cornwell & Ackerly 2009; Gross *et al.* 2013) and animal communities (Kartzinel *et al.* 2015; Deraison *et al.* 2015b). Recent studies on plant trait diversity in more pristine terrestrial systems (e.g. Spasojevic *et al.* 2014) have generally found smaller impacts of landscape factors on local diversity than the one reported in our study. Similarly, studies focusing on arthropod species diversity in grasslands (e.g. Schaffers *et al.* 2008) have found higher impacts of local factors than landscape factors. Our study conducted in a highly disturbed anthropogenic system and focusing on plant-herbivore trait matching suggests that in addition to local niche-based processes, mass effect and assembly time are central mechanisms promoting higher functional diversity of resource-acquisition traits within animal communities. It further adds to the growing evidence from comparative (Stevens *et al.* 2014) and experimental (Venail *et al.* 2008) studies indicating that dispersal and habitat specialisation jointly determine the trait distribution of animal communities in fragmented

landscapes. Our study shows that the development of the trait-based approach would benefit from metacommunity theory in order to elucidate how multiple assembly processes operating at multiple spatial and temporal scales impact on resource-acquisition traits and mobility-related traits separately.

Our study may help to understand the consequences of land use intensification across spatial scales. Trait-matching and resource partitioning between functionally contrasted herbivore species clearly indicated that functionally diverse grasslands are highly beneficial to sustain functionally diverse herbivore communities. The importance of assembly time (Mouquet *et al.* 2003) suggests that converting functionally rich permanent grasslands toward sown grasslands (Wesche *et al.* 2012) may be particularly deleterious for herbivore functional diversity in agricultural landscapes. However, the negative impact of local land use intensification on the diversity of resource-acquisition traits can be mitigated by the presence of source habitats in the surrounding landscape which may provide mass effects (e.g. woods, vineyards). Grassland isolation and landscape configuration appear far less important in our models than the composition of the landscape (see Kärnä *et al.* 2015 for a similar finding for aquatic insect communities) suggesting that conserving functionally diverse arthropod communities locally requires a diverse composition of agricultural landscapes.

Overall, our finding based on trait-matching and feeding niche differences between herbivore species could be easily extended to other important taxa in agricultural landscapes for which trait-mediated interactions have been identified (e.g. pollinators and predators, Gagic *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016). This may help to develop a predictive framework to manage and mitigate the effects of land use intensification on trophic interactions, biodiversity and associated ecosystem services.

## Acknowledgments

We thank Y. Clough, J. Ekroos, Y. Le Bagousse-Pinguet, J. Lepš, I. Litrico, R. Michalet and C. Violle, the managing editor and two anonymous reviewers for fruitful and constructive comments on a previous version of the manuscript; N. Guillon, E. Tedesco and the technical services of the Chizé Centre for Biological Studies for field assistance. The study was partly supported by the FarmLand research programme, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004) and the ECODEAL research programme, funded through the 2013-2014 BiodivERsA/FACCE-JPI joint call for research

proposals, with the national funders ANR, BMBF, FORMAS, FWF, MINECO, NOW and PT-DLR. Gaëtane Le Provost was supported by a region Poitou-Charentes - department Deux-Sèvres PhD grant. N.G. has received the support of the EU in the framework of the Marie-Curie FP7 COFUND People Programme, through the award of an AgreeSkills + fellowship (under grant agreement n° 609398).

### Data accessibility

Data deposited in the Dryad Digital Repository: <http://doi.org/10.5061/dryad.ns143>, (Le Provost *et al.* 2016).

## 6. References

- Badenhausser, I., Amouroux, A., Lerin, J. & Bretagnolle, V. (2009) Acridid (Orthoptera: Acrididae) abundance in Western European Grasslands: sampling methodology and temporal fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, **133**, 720–732.
- Badenhausser, I. (2012) Estimation d'abondance des criquets (Orthoptera: *Acrididae*) dans les écosystèmes prairiaux. *Annales de la société entomologique de France*, **48**, 397–406.
- Badenhausser, I. & Cordeau, S. (2012) Sown grass strip—A stable habitat for grasshoppers (Orthoptera: *Acrididae*) in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **159**, 105–111.
- Badenhausser, I., Gross, N., Cordeau, S., Bruneteau, L., & Vandier, M. (2015) Enhancing grasshopper (Orthoptera: *Acrididae*) communities in sown margin strips: the role of plant diversity and identity. *Arthropod-Plant Interactions*, **9**, 333–346.
- Báldi, A. & Kisbenedek, T. (1997) Orthopteran assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **66**, 121–129.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J., Aizen, M., Dickie, I. & Bernard-Verdier, M. (2016) A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional ecology*, doi: 10.1111/1365-2435.12666
- Barton, K. (2014) MuMIn: Multi-model inference. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bellmann, H. & Luquet, G. (1995) *Guides des sauterelles. Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Belovsky, G.E. & Slade, J.B. (2000) Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 14412–14417.

- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P. & Badenhausser, I. (2011) Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*, **153**, 4–13.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Bruggisser, O.T., Schmidt-Entling, M.H. & Bacher, S. (2010) Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. *Biological Conservation*, **143**, 1521–1528.
- Chappell, M.A. & Whitman, D.W. (1990) *Grasshopper thermoregulation*. Wiley, New York.
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when does history matter? *Oecologia*, **136**, 489–495.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology Systematics*, **31**, 343–366.
- Clissold, F.J. (2007) The biomechanics of chewing and plant fracture: mechanisms and implications. *Advances in Insect Physiology*, **34**, 317–372.
- Clough, Y., Ekroos, J., Báldi, A., Batáry, P., Bommarco, R., Gross, N. *et al.* (2014) Density of insect-pollinated grassland plants decreases with increasing surrounding land-use intensity. *Ecology Letters*, **17**, 1168–1177.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E. *et al.* (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109–126.
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray, London.
- De Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D. *et al.* (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, **15**, 740–747.
- Deraison, H., Badenhausser, I., Börger, L. & Gross, N. (2015a) Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass: an experimental test using grasshoppers. *Functional Ecology*, **29**, 650–661.
- Deraison, H., Badenhausser, I., Loeuille, N., Scherber, C. & Gross, N. (2015b) Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecology Letters*, **18**, 1346–1355.

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W. *et al.* (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E. & Loreau, M. (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, **10**, 522–538.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., & Loreau, M. (2005). Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, **4**, e1.
- Fukami, T. (2004) Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, **85**, 3234–3242.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R. & Van der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**, 1283–1290.
- Funk, J. L., & Wolf, A. A. (2016) Testing the trait- based community framework: do functional traits predict competitive outcomes? *Ecology*, doi: 10.1002/ecy.1484.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C. *et al.* (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20142620.
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H. *et al.* (2015) Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, **6**, 8568.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A. *et al.* (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, **14**, 1062–1072.
- Garibaldi, L. A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A. M., Cunningham, S. A., Aizen, M. A. *et al.* (2015) Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1436–1444.
- Gauffre, B., Mallez, S., Chapuis, M. P., Leblois, R., Litrico, I., Delaunay, S. *et al.* (2015) Spatial heterogeneity in landscape structure influences dispersal and genetic structure: empirical evidence from a grasshopper in an agricultural landscape. *Molecular ecology*, **24**, 1713–1728.
- Gravel, D., Albouy, C., & Thuiller, W. (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical transactions of the Royal Society Series B*, **371**, 20150268.
- Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**, 344–347.

- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., de Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009) Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, **23**, 1167–1178.
- Gross, N., Börger, L., Soriano-Morales, S.I., Bagousse-Pinguet, L., Quero, J.L., García-Gómez, M. *et al.* (2013) Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*, **101**, 637–649.
- Harrison, R.G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95–118.
- Hillebrand, H. & Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479–491.
- Hillebrand, H., Borer, E.T., Bracken, M.E.S., Cardinale, B.J., Cebrian, J., Cleland, E.E. *et al.* (2009) Herbivore metabolism and stoichiometry each constrain herbivory at different organizational scales across ecosystems. *Ecology Letters*, **12**, 516–527.
- Hooper, D.U., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lodge, D. *et al.* (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecological Monographs*, **75**, 3–35.
- Ibanez, S., Lavorel, S., Puijalón, S. & Moretti, M. (2013a) Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Functional Ecology*, **27**, 479–489.
- Ibanez, S., Manneville, O., Miquel, C., Taberlet, P., Valentini, A., Aubert, S. *et al.* (2013b) Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers. *Oecologia*, **173**, 1459–1470.
- Kärnä, O.-M., Grönroos, M., Antikainen, H., Hjort, J., Ilmonen, J., Paasivirta, L. *et al.* (2015) Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs?. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 1342–1353.
- Kartzinel, T.R., Chen, P.A., Coverdale, T.C., Erickson, D.L., Kress, W.J., Kuzmina, M.L. *et al.* (2015) DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 8019–8024.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A. *et al.* (2012) More than a meal...integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, **15**, 291–300.
- Kormann, U., Rösch, V., Batáry, P., Tschardtke, T., Orci, K.M., Samu, F. *et al.* (2015) Local and landscape management drive trait-mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, **21**, 1204–1217.

Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.

Kraft N.J.B., Godoy O. & Levine J.M. (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**, 797–802.

Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.

Larsen, T. H., Williams, N. M., & Kremen, C. (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, **8**, 538–547.

Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., Bello, F., Berg, M.P., Roux, X. *et al.* (2013) A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 942–948.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.

Le Provost, G., Gross, N., Börger, L., Deraison, H., Roncoroni, M. & Badenhausser, I. (2016) Data from: Trait-matching and mass effect determine the functional response of herbivore communities to land use intensification, *Dryad Digital Repository*, <http://doi.org/10.5061/dryad.ns143>.

Mabelis, A.A., Griffioen, R., Schröder, R.J.H. & van Wingerden, W.K.R.E. (1994) Grasshoppers in heathland fragments surrounded by woodland. *Proceedings of the section Experimental and Applied Entomology*, **5**, 115–121.

Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L.D. *et al.* (2012) Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, **196**, 497–509.

Martins, K. T., Gonzalez, A., & Lechowicz, M. J. (2015) Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **200**, 12–20.

Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P. A. (2010) What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 423–431.

McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.

Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J. & Miller, T. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618–626.

- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A. *et al.* (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, **520**, 45–50.
- Newbold, T., Hudson, L., Hill, S., Contu, S., Gray, C., Scharlemann, J. *et al.* (2016) Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography*, doi: 10.1111/ecog.01932.
- van der Plas, F., Anderson, T.M. & Olff, H. (2012) Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology*, **93**, 836–846.
- Quantum GIS Development Team (2012) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available at: <http://qgis.osgeo.org>.
- R Development Core Team. (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S. & Detzel, P. (2005) Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany. *Ecography*, **28**, 593–602.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 505–514.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 231–253.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sykora, K.V. & Braak, C.J.F. Ter. (2008) Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, **89**, 782–794.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.
- Spasojevic, M.J., Copeland, S. & Suding, K.N. (2014) Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography*, **37**, 939–949.
- Spitz, J., Ridoux, V. & Brind'Amour, A. (2014) Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey–predator relationships. *The Journal of Animal Ecology*, **83**, 1137–1148.
- Stevens, V.M., Whitmee, S., Le Gaillard, J.F., Clobert, J., Böhning-Gaese, K., Bonte, D. *et al.* (2014) A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-aquatic animals. *Ecology Letters*, **17**, 1039–1052.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, **11**, 1351–1363.
- Uvarov, B.P. (1977) *Grasshoppers and Locusts: A Handbook of General Acridology*, Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London.



van der Plas, F., Anderson, T.M. & Olf, H. (2012) Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology*, **93**, 836–846.

Valiente- Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M. *et al.* (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, **29**, 299-307.

Venail, P.A., MacLean, R.C., Bouvier, T., Brockhurst, M.A., Hochberg, M.E. & Mouquet, N. (2008) Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, **452**, 210–213.

Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation: large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, **150**, 76-85.

## 7. Supporting information

## Appendix S1 Plant functional traits

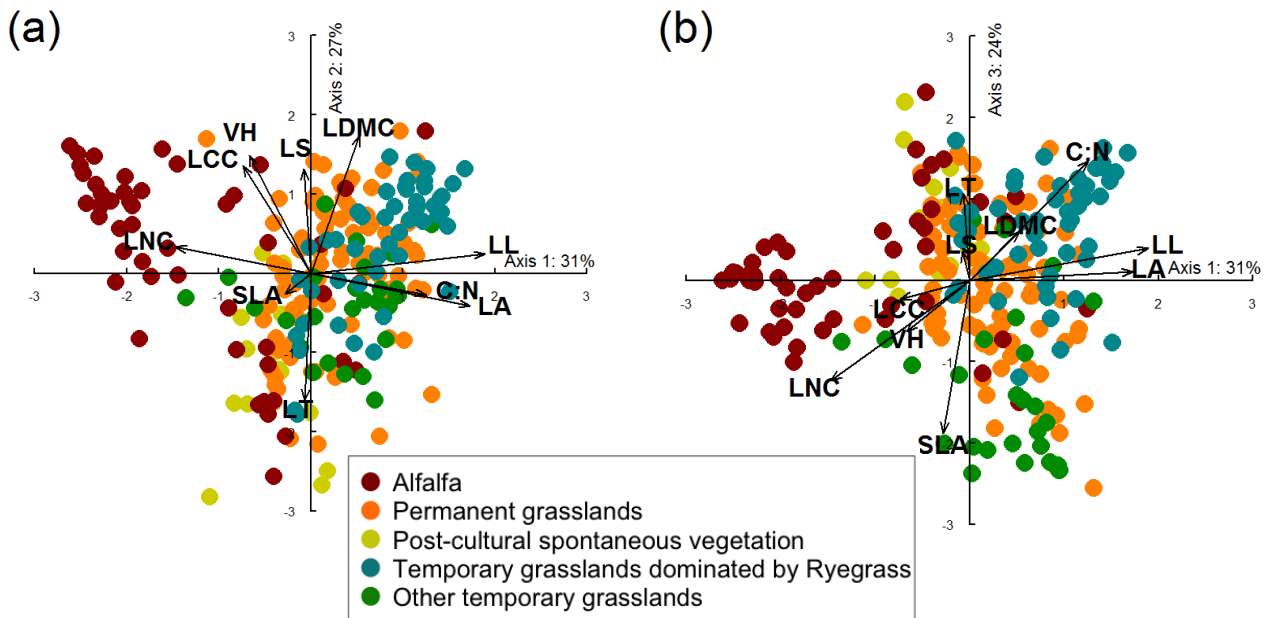


Figure S1 Co-variations between plant community-weighted mean traits across grasslands in a principal component analysis (PCA). The three orthogonal axes explain respectively 31%, 27% and 24% of the total variance. We used a VARIMAX procedure to maximize the correlations between PCA axes and plant community weighted mean traits. Each dot represents one grassland field, see legend for the signification of the different colors. Panel (a) represents PCA axis 1 and 2, panel (b) PCA axis 1 and 3. Traits abbreviations are: SLA, specific leaf area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ); LDMC, leaf dry matter content (%); LNC, leaf nitrogen content (%); LCC, leaf carbon content (%); C:N, carbon and nitrogen ratio of the leaves (unit less); LA, leaf area ( $\text{cm}^2$ ); LL, leaf length (cm); LH, leaf thickness (mm); VH, plant vegetative height (cm); LS, leaf lateral spread (unit less). Traits were measured from May 5th to 20th 2012 in 25 grasslands in the study area, using standardised protocols (Cornelissen *et al.* 2003). Within each of the 25 grasslands, we selected plant species representing more than 80% of the total biomass. In total, a mean-trait value was available for each trait on 84 plant species measured on a total of 1802 individuals.

Appendix S2 Explanatory variables

Table S1 Correlations among all predictors included in the models (r).

	Soil depth	Age	Mean C:N	Mean LDMC	FDis	% grassland	% crop	% alfalfa	% vineyard	% wood	Landscape connectivity	X	Y	Grazing	Mowing	Rain	Grasshopper diversity	Grasshopper density (log)
Soil depth	<b>1.000</b>	0.085	0.180	0.183	0.141	0.295	-0.167	-0.267	0.073	-0.108	0.029	0.305	0.036	0.070	-0.036	0.064	0.139	0.126
Age	0.085	<b>1.000</b>	0.276	0.014	0.404	0.042	-0.039	-0.007	-0.035	-0.054	0.041	0.050	0.012	0.135	-0.074	-0.018	-0.002	0.166
Mean C:N	0.180	0.276	<b>1.000</b>	0.258	0.378	0.114	-0.055	-0.115	0.049	0.044	-0.094	0.022	-0.023	-0.073	0.038	0.0267	0.158	0.223
Mean LDMC	0.183	0.014	0.258	<b>1.000</b>	-0.136	0.097	-0.110	-0.078	0.058	-0.017	0.005	0.106	-0.053	0.056	0.093	0.177	0.232	0.382
FDis	0.141	0.404	0.378	-0.136	<b>1.000</b>	0.105	-0.079	-0.056	-0.035	0.095	0.118	-0.058	0.042	0.033	-0.099	0.003	0.098	0.070
% grassland	0.295	0.042	0.114	0.097	0.105	<b>1.000</b>	<b>-0.738</b>	-0.272	-0.155	-0.051	0.186	0.208	0.048	0.192	-0.101	0.001	0.207	0.229
% crop	-0.167	-0.039	-0.055	-0.110	-0.079	<b>-0.738</b>	<b>1.000</b>	0.009	0.127	-0.207	-0.398	-0.089	-0.096	-0.180	0.040	0.045	-0.227	-0.173
% alfalfa	-0.267	-0.007	-0.115	-0.078	-0.056	-0.272	0.009	<b>1.000</b>	-0.113	-0.281	0.025	0.159	-0.007	-0.125	-0.010	-0.020	0.027	0.043
% vineyard	0.073	-0.035	0.049	0.058	-0.035	-0.155	0.127	-0.113	<b>1.000</b>	-0.043	-0.080	0.041	0.141	-0.077	0.124	0.096	-0.060	0.009
% wood	-0.109	-0.054	0.044	-0.017	0.095	-0.051	-0.207	-0.281	-0.043	<b>1.000</b>	0.059	-0.527	-0.069	0.081	-0.071	0.069	0.080	-0.136
Landscape connectivity	0.029	0.041	-0.094	0.005	0.118	0.186	-0.398	0.025	-0.080	0.059	<b>1.000</b>	0.061	0.047	0.028	0.110	0.051	0.057	0.031
X	0.305	0.050	0.022	0.106	-0.058	0.208	-0.089	0.159	0.041	<b>-0.527</b>	0.061	<b>1.000</b>	0.040	-0.153	-0.070	-0.059	0.185	0.269
Y	0.036	0.012	-0.023	-0.053	0.042	0.048	-0.096	-0.007	0.141	-0.068	0.047	0.040	<b>1.000</b>	0.018	0.064	0.074	0.014	0.034
Grazing	0.070	0.135	-0.073	0.056	0.033	0.192	-0.180	-0.125	-0.077	0.081	0.028	-0.153	0.018	<b>1.000</b>	-0.004	0.023	0.101	0.137
Mowing	-0.036	-0.074	0.038	0.093	-0.099	-0.101	0.040	-0.010	0.124	-0.071	0.110	-0.070	0.064	-0.004	<b>1.000</b>	-0.082	-0.002	-0.060
Rain	0.064	-0.018	0.027	0.177	0.003	0.001	0.045	-0.020	0.096	0.069	0.051	-0.059	0.074	0.023	-0.082	<b>1.000</b>	0.197	0.061
Grasshopper diversity	0.139	-0.002	0.158	0.232	0.098	0.208	-0.227	0.027	-0.060	0.080	0.057	0.185	0.014	0.101	-0.002	0.197	<b>1.000</b>	<b>0.672</b>
Grasshopper density (log)	0.126	0.166	0.223	0.382	0.070	0.229	-0.173	0.043	0.009	-0.136	0.031	0.269	0.034	0.137	-0.060	0.061	<b>0.672</b>	<b>1.000</b>

## Appendix S3 Grasshopper trait correlations

Table S2 Correlations between traits and PCA axes (r). Bold coefficients are significantly associated with PCA axis.

See main text for trait legends.

Traits	PCA Axis 1	PCA Axis 2
BS	<b>0.971</b>	0.075
Fml	<b>0.974</b>	0.098
Tbl	<b>0.955</b>	0.178
Wg	<b>0.846</b>	0.072
IS	0.436	<b>0.871</b>
Wg:BS	<b>0.542</b>	0.134
A	<b>0.885</b>	0.341
Ri	<b>0.937</b>	0.042
La/Li	-0.191	<b>0.903</b>
Fmw	<b>0.852</b>	-0.314
Fms	<b>0.947</b>	-0.178

Chapitre 2

Appendix S4 Model selections - Table S3 Model selection table. Colours correspond to different sets of predictor (grey, geographic and sampling conditions variables ; orange, local abiotic variables ; green, the functional structure of the plant community ; blue, landscape variables ; red, interactions). Best models are presented ranked according to AICc value. Unshaded cells represent variables that were not included in the model. See Table S4 for detailed interactions included in the best models.

models.	Geographic and sampling conditions variables	Soil depth	Grassland age	Mean C:N	Mean LDMC	FDis	% crop		% alfalfa		% wood		% vineyard		Landscape connectivity		Interactions	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> adjusted	df	AICc	delta AICc	weight
							X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>							
Mean incisor strength																		0.277	0.294	12	537.388	0.000	0.080
																		0.300	0.319	15	537.713	0.325	0.068
																		0.283	0.301	13	537.990	0.602	0.060
																		0.283	0.300	13	538.029	0.641	0.058
																		0.291	0.309	14	538.099	0.711	0.056
																		0.282	0.299	13	538.366	0.978	0.049
																		0.290	0.308	14	538.374	0.986	0.049
																		0.306	0.325	16	538.396	1.008	0.048
																		0.305	0.324	16	538.509	1.121	0.046
																		0.289	0.307	14	538.624	1.236	0.043
																		0.296	0.314	15	538.935	1.547	0.037
																		0.280	0.297	13	538.937	1.549	0.037
																		0.288	0.306	14	538.957	1.569	0.037
																		0.304	0.323	16	538.975	1.587	0.036
																		0.295	0.314	15	539.024	1.636	0.036
																		0.279	0.297	13	539.032	1.644	0.035
																		0.295	0.313	15	539.153	1.765	0.033
																		0.279	0.296	13	539.157	1.769	0.033
																	0.295	0.313	15	539.265	1.877	0.031	
																	0.278	0.296	13	539.265	1.877	0.031	
																	0.311	0.330	17	539.292	1.904	0.031	
																	0.311	0.330	17	539.308	1.920	0.031	
																	0.286	0.304	14	539.330	1.942	0.030	
Variance incisor strength																		0.480	0.510	17	481.806	0.000	0.219
																		0.467	0.496	15	482.035	0.229	0.195
																		0.458	0.487	14	483.098	1.292	0.115
																		0.470	0.500	16	483.265	1.459	0.106
																		0.482	0.512	18	483.402	1.596	0.099
																		0.482	0.512	18	483.486	1.680	0.095
																		0.469	0.499	16	483.568	1.762	0.091
																	0.450	0.478	13	483.801	1.995	0.081	
Mean body size																		0.277	0.294	18	551.425	0.000	0.524
																		0.263	0.280	17	552.914	1.489	0.249
																		0.280	0.297	19	553.089	1.665	0.228
Variance body size																		0.377	0.401	14	511.628	0.000	0.263
																		0.366	0.389	13	512.742	1.114	0.151
																		0.373	0.396	14	512.949	1.321	0.136
																		0.380	0.404	15	512.960	1.332	0.135
																		0.379	0.403	15	513.345	1.717	0.112
																		0.378	0.402	15	513.465	1.837	0.105
																	0.378	0.402	15	513.606	1.978	0.098	

**Table S4 Best models selected from the multiple regressions. Models are presented for community mean and variance incisor strength (a) and for community mean and variance body size (b).**

(a)

Model adjusted R <sup>2</sup>	Mean incisor strength					Variance incisor strength				
	0.330					0.512				
Model parameters	d.f	Estimate	Std error	z value	P	d.f	Estimate	Std error	z value	P
Soil depth	1	0.086	0.068	1.252	0.211					
Age	1	-0.163	0.067	2.412	<b>0.016</b>	1	0.044	0.072	0.603	0.547
Mean C:N						1	0.053	0.061	0.863	0.388
Mean LDMC	1	0.402	0.071	5.661	<b>&lt;0.001</b>					
FDis	1	-0.084	0.070	1.201	0.230	1	0.264	0.072	3.637	<b>&lt;0.001</b>
% crop	1	-0.131	0.068	1.923	0.054	1	0.069	0.059	1.165	0.244
% alfalfa	1	-0.185	0.106	1.741	0.082	1	0.123	0.057	2.125	<b>0.034</b>
% vineyard						1	-0.046	0.056	0.812	0.417
% wood	1	-0.089	0.082	1.071	0.284	1	0.561	0.128	4.375	<b>&lt;0.001</b>
Age : FDis						1	0.144	0.075	1.910	0.056
% crop : Mean LDMC	1	0.095	0.065	1.441	0.150					
% crop : FDis						1	0.109	0.058	1.876	0.061
(% alfalfa) <sup>2</sup>	1	0.097	0.057	1.697	0.090					
(% wood) <sup>2</sup>						1	-0.067	0.028	2.326	<b>0.020</b>
X	1	0.058	0.073	0.790	0.429	1	0.197	0.073	2.680	<b>0.007</b>
Y	1	-0.023	0.062	0.372	0.710	1	0.007	0.055	0.134	0.893
Grazing	1	0.275	0.169	1.615	0.106	1	-0.133	0.148	0.898	0.369
Mowing	1	-0.194	0.228	0.844	0.399	1	0.164	0.198	0.823	0.410
Rain	1	0.089	0.259	0.341	0.733	1	-0.144	0.221	0.648	0.517
Grasshopper density	1	0.099	0.094	1.055	0.291	1	-0.057	0.079	0.717	0.473
Grasshopper diversity	1	-0.324	0.090	3.593	<b>&lt;0.001</b>	1	0.545	0.079	6.847	<b>&lt;0.001</b>
Residual	187					186				

(b)

Model adjusted R <sup>2</sup>	Mean body size					Variance body size				
	0.294					0.404				
Model parameters	d.f	Estimate	Std error	z value	P	d.f	Estimate	Std error	z value	P
Soil depth	1	0.222	0.068	3.222	<b>0.001</b>	1	-0.223	0.065	3.431	<b>0.001</b>
Age	1	0.004	0.073	0.057	0.955					
Mean C:N						1	0.192	0.068	2.821	<b>0.005</b>
Mean LDMC						1	-0.079	0.068	1.152	0.249
FDis	1	-0.230	0.071	3.214	<b>0.001</b>	1	0.110	0.064	1.698	0.089
% crop	1	-0.005	0.068	0.067	0.947					
% alfalfa						1	0.069	0.091	0.752	0.452
% vineyard	1	0.212	0.067	3.129	<b>0.002</b>	1	0.165	0.060	2.734	<b>0.006</b>
% wood						1	-0.049	0.072	0.674	0.500
Age : Soil depth	1	-0.195	0.071	2.728	<b>0.006</b>					
% crop : Soil depth	1	-0.143	0.075	1.887	0.059					
% crop : FDis	1	-0.203	0.068	2.956	<b>0.003</b>					
(% crop) <sup>2</sup>	1	0.170	0.066	2.572	<b>0.010</b>					
(% alfalfa) <sup>2</sup>						1	-0.097	0.037	2.592	<b>0.010</b>
X	1	-0.003	0.072	0.037	0.971	1	0.095	0.067	1.413	0.158
Y	1	0.006	0.065	0.087	0.931	1	-0.064	0.058	1.079	0.280
Grazing	1	-0.221	0.173	1.271	0.204	1	-0.121	0.156	0.772	0.440
Mowing	1	0.138	0.236	0.580	0.562	1	-0.148	0.215	0.685	0.493
Rain	1	-0.025	0.259	0.094	0.925	1	-0.068	0.240	0.281	0.779
Grasshopper density	1	-0.235	0.090	2.588	<b>0.010</b>	1	0.238	0.085	2.790	<b>0.005</b>
Grasshopper diversity	1	0.047	0.091	0.511	0.609	1	0.270	0.081	3.310	<b>0.001</b>
Residual	187					188				

Appendix S5 Quadratic or interactive effects

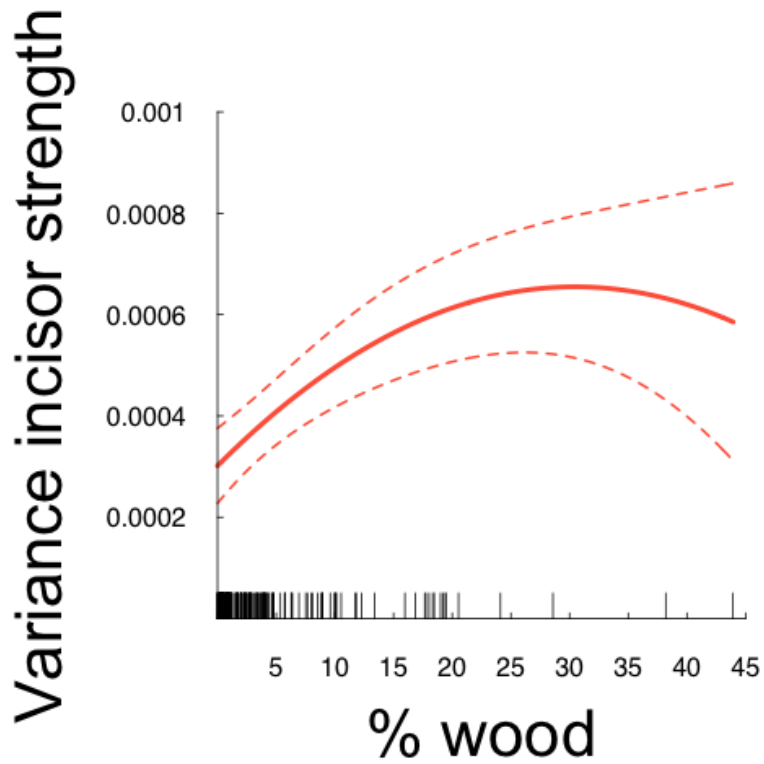


Figure S2 Predicted effect of % of wood cover in the landscape on community variance incisor strength (see Table S4 for model parameters). Ticks on the x-axis represent the distribution of observed data.

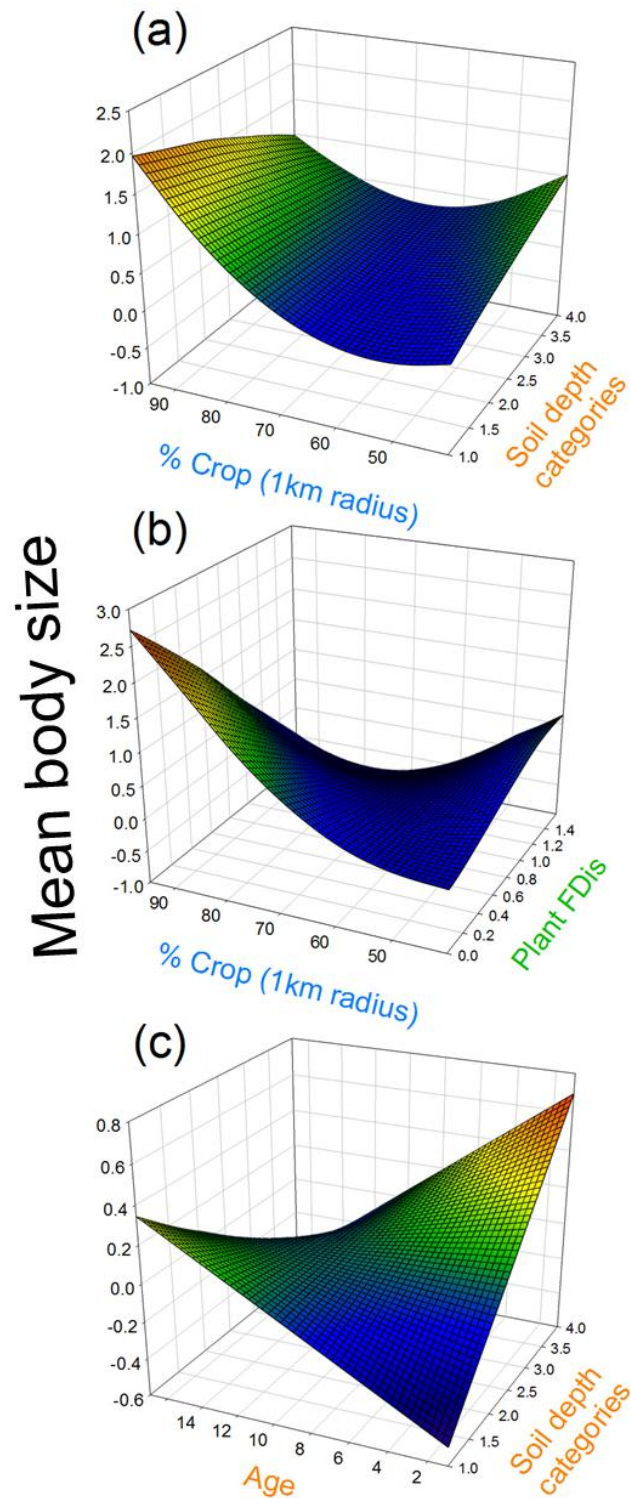


Figure S3 Predicted effects of % crop, soil depth (categories), plant FDis and grassland age on community mean body size (see Table S4 for model parameters).



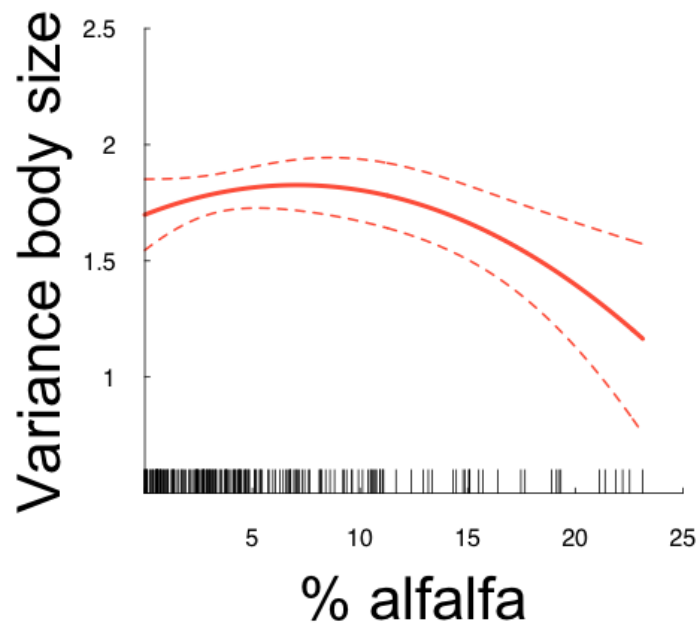
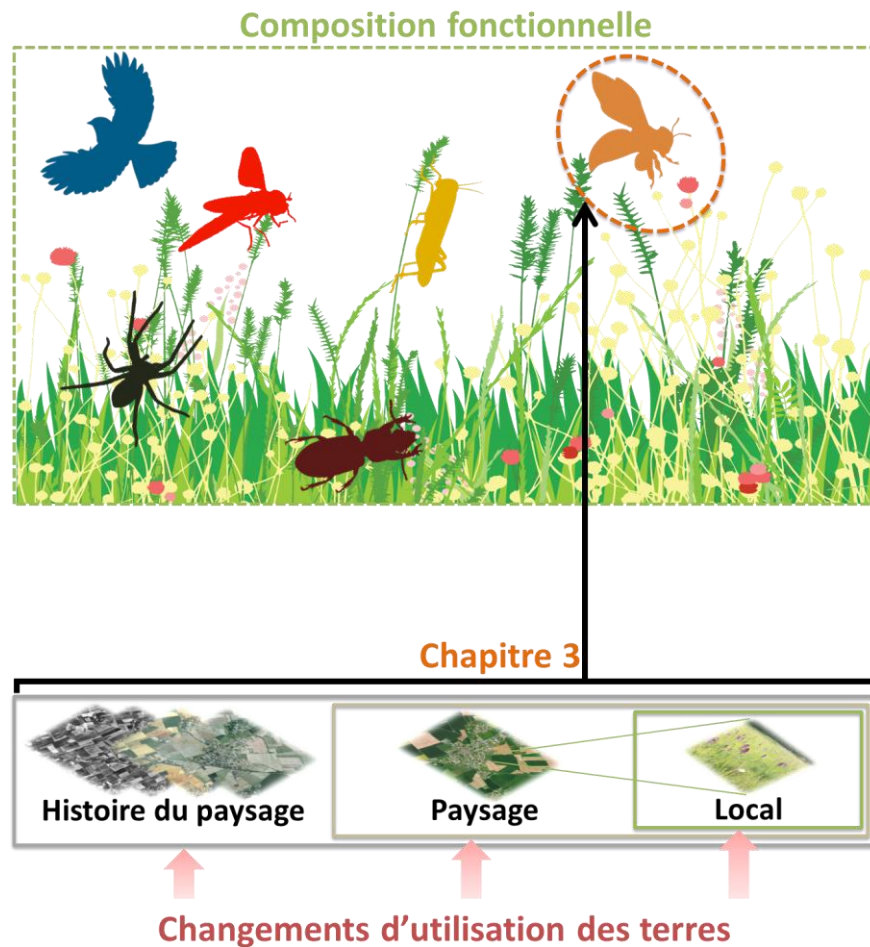


Figure S4 Predicted effect of % of alfalfa cover on community variance body size (see Table S4 for model parameters). Ticks on the x-axis represent the distribution of observed data.

# CHAPITRE 3

## Effets de l'intensification agricole présente et passée sur les interactions plantes-pollinisateurs





**Landscape history and composition affect plant–pollinator trait-matching and the decline of bee functional diversity in farmlands**

Gaëtane Le Provost<sup>1,2,3</sup>, Isabelle Badenhaut<sup>1,2,3</sup>, Cyrille Violle<sup>4</sup>, Fabrice Requier<sup>1,3,5,6</sup>, Vincent Bretagnolle<sup>1,3</sup>, Marie D’Ottavio<sup>1,2,3</sup>, Louis Gross<sup>1,2,3</sup>, Nicolas Gross<sup>1,2,3,7</sup>

**In preparation**

<sup>1</sup> Station d’Ecologie de Chizé – La Rochelle, UMR 7372 CNRS – Université de La Rochelle, F-79360 Villiers en Bois, France.

<sup>2</sup> INRA, USC 1339 (Station d’Ecologie de Chizé – La Rochelle – CNRS), F-79360, Villiers en Bois, France.

<sup>3</sup> LTER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre », Centre d’Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360 Villiers en Bois, France.

<sup>4</sup> CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier, CEDEX 5, France.

<sup>5</sup> INRA, UR 406 Abeilles et Environnement, Site Agroparc, 84914 Avignon, France

<sup>6</sup> Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro (UNRN) y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mitre 630, CP 8400, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

<sup>7</sup> Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Spain.

## 1. Summary

1. Bee decline has raised concern and motivated much research to understand the underlying mechanisms. Among the multiple pressures threatening bees, the disruption of plant-pollinator interactions due to land use intensification has been suggested as a key-contributing factor.

2. Trait-based approaches represent a promising way to describe trophic interactions. The approach relies on the identification of the traits that mediate the linkages between adjacent trophic levels, i.e. “trait-matching”. In the context of land use intensification, understanding how the trait-matching between plants and bees explains bee diversity across communities may inform on the diversity of resources present in the landscape, and whether diverse bee communities can be maintained in agricultural landscapes.

3. Using an extensive database of 20 years of land use records in an agricultural plain, we investigated the effects of flower functional diversity, present-day land use intensification and landscape history on wild bee functional diversity in 65 grasslands. To do so, we used a multi-trait approach by considering three floral traits and three bee traits that determined the trait-matching between plants and bees.

4. Increasing flower functional diversity increased wild bee functional diversity in grasslands, according to the trait-matching between plant and wild bee species. However, the positive correlation between flower functional diversity and wild bee functional diversity disappear in historically crop-dominated landscapes and in present-day landscape dominated by mass flowering crop. In addition, the age of the focal grassland and the proportion of grassland cover in the surrounding landscape had a positive effect on wild bee functional diversity.

5. Past and present-day land use intensification affect the mutualistic interactions between bees and flowering plants. Maintaining old flower rich grasslands in crop-dominated system was not enough to compensate the loss of bee functional diversity due to long history annual cropping. The persistence of functional diverse bee communities is thus predicted to strongly decline with the conversion of permanent grasslands into intensive annual crop.

**Key-words:** land use intensification, landscape history, extinction debt, functional trait diversity, wild bee, grassland, plant-pollinator interactions, trait-matching, resource-acquisition traits, hypervolume

---

## 2. Introduction

The decline of wild and domesticated bees has raised concern and motivated much research to understand the underlying mechanisms (Potts *et al.* 2010; Ollerton *et al.* 2014; Goulson *et al.* 2015). Among the multiple pressures threatening bees, the disruption of plant-pollinator interactions due to land use intensification has been suggested as a key-contributing factor (Biesmeijer *et al.* 2006; Roulston *et al.* 2011; Weiner *et al.* 2014; Scheper *et al.* 2014). The destruction of natural and semi-natural habitats and the intensification of management practice locally favouring species poor but productive crops disrupt plant-pollinator mutualisms, by altering pollen and nectar resources for bees (Cussans *et al.* 2010; Baude *et al.* 2016), by reducing the landscape species pool and by limiting pollen dissemination for plants (Aguilar *et al.* 2006; Clough *et al.* 2014). Understanding the ultimate mechanisms of plant-pollinator interactions and how they are impacted by land use intensification may be essential to maintain future pollination service (Larsen *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015).

Functional traits are hypothesised to reflect the species niche (McGill *et al.* 2006; Devictor *et al.* 2010) and recent studies suggested to use trait-based approaches to study mutualist and trophic interactions (Reiss *et al.* 2009; Lavorel *et al.* 2013; Bartomeus *et al.* 2016a; Gravel, Albouy & Thuiller 2016). The approach is based on the identification of traits mediating the existing trophic linkages between adjacent trophic levels (i.e. “trait-matching”, Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016a). Trait-matching has been clearly identified for bees and pollinators (Kritsky 1991; Fontaine *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016a). Accordingly, bee proboscis length determines floral resource choice, where bees with long proboscis are expected to visit plants with deep corolla. In the context of land use intensification, understanding how the trait-matching between plants and bees explains the abundance and the diversity of bees across functionally diverse communities may inform on the diversity of resources present in the landscape, and whether diverse bee communities can be maintained in agricultural landscapes.

Emerging consensus suggests that present-day landscape composition is a key driver of pollinator diversity and abundance in agricultural landscape (Kennedy *et al.* 2013; Clough *et al.* 2014; De Palma *et al.* 2015). For instance, grasslands are key habitats for conservation issue (Newbold *et al.* 2016) and constitute important source habitats (i.e. for food and nidification) for

pollinators in farmlands (Larsen *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Newbold *et al.* 2015). The decline of grassland surface in agricultural landscapes over the last decades due to conversion to arable land (WallisDeVries *et al.* 2002; Kormann *et al.* 2015) and the progressive replacement of traditional extensively managed grasslands by plant species poor and highly productive sown grasslands (Wesche *et al.* 2012) may therefore affect plant-pollinator interactions (Roulston & Goodell 2011) and threaten bee functional diversity.

Beside present-day effects of land use intensification, the ‘ghost of land use past’ (Harding *et al.* 1998) may determine present-day biodiversity patterns in farmlands (Foster *et al.* 2003; Krauss *et al.* 2010; Ewers *et al.* 2013; Allan *et al.* 2014). Previous studies have suggested the importance of landscape history as a determinant of present-day plant communities (e.g. Purschke *et al.* 2014; Chapter 1). Land use intensification operating at large spatial scales (e.g. habitat fragmentation) can potentially alter local plant diversity by reducing the landscape species pool and limiting dispersal between communities (e.g. Hillebrand & Blenckner 2002; Vandvik & Goldberg 2006; Spasojevic *et al.* 2014). While effects might be immediate, plants are also expected to experience time-delayed responses because of long generation times, seed bank and the ability to persist in disturbed landscapes (Lindborg & Eriksson 2004; Thomas *et al.* 2014). In the same way, pollinators may exhibit time-delayed responses to the degradation of their habitats due to land use intensification, i.e. might owe an extinction debt (Kuussaari *et al.* 2009; Bommarco *et al.* 2014; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2015). If pollinators might display time-delayed responses they could subsist until a threshold amount of flower resources in the landscape (Larsson & Franzén, 2007). Considering the temporal dynamics of agricultural landscapes as potential determinant of plant and pollinator community structures may be essential to mitigate the long-term effect of land use intensification on wild pollinators (Burkle *et al.* 2011; Bommarco *et al.* 2014; Baude *et al.* 2016). Yet, few studies have explicitly addressed this question based on real data.

Using an extensive database of 20 years of land use records in an agricultural plain of 430 km<sup>2</sup> in western France, we investigated the effects of landscape history, flower functional diversity and present-day land use intensification on wild bee functional diversity in 65 grasslands. First, we identified multiple plant flower traits and wild bee traits involved in the trait-matching between plants and bees and we assessed the correlation between those traits across the plant and

---

wild bee species pools in the study area. Second, we used a multi-trait approach to test the three following hypotheses:

(i) *Trait-matching hypothesis*: local wild bee functional diversity will be primarily determined by the functional composition of local flower communities, according to the trait-matching observed between pollinators and plants (Kritsky 1991; Stang *et al.* 2006; Fontaine *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016a);

(ii) *Optimal foraging hypothesis*: due to their ability to collect flower-food resources at large spatial scale (Westphal *et al.* 2008; Jha & Kremen 2013), wild bee functional diversity will be mainly driven by present-day landscape composition. In that case, we expected that the presence of favourable habitats in the landscape, e.g. grasslands, enhance wild bee functional diversity (i.e. mass effect processes, Leibold *et al.* 2004; Spasojevic *et al.* 2014);

(iii) *Land use legacy hypothesis*: past land use may influence plant-pollinator interactions. We expected that the present-day trait-matching between plants and wild bees will depend on local disturbance and on landscape history (Bommarco *et al.* 2014; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2015). For instance, time after local disturbance (e.g. ploughing) may increase the relative importance of trophic interactions (Fukami *et al.* 2005), while time at which landscape conversion to arable land started may have impacted plant and wild bee species pool, high negative impact on species pool resulting from early landscape conversion to annual crops (e.g. Hillebrand & Blenckner 2002, Leibold *et al.* 2004; Valiente-Banuet *et al.* 2015).

### 3. Materials and methods

#### 3.1 Study area

The study was conducted in the Long Term Ecological Research (LTER) “Zone atelier Plaine & Val de Sèvre” (ZAPVS) located in western France. The LTER covered approximately 430 km<sup>2</sup> of an intensively managed agricultural plain, dedicated to cereals (39% of the total surface), sunflower (10% of the surface), oilseed rape (9% of the surface) and maize (9% of the surface) crop production. Since 1994, land cover has been monitored yearly at the field scale (11 000 fields approximately). All crop types were recorded as well as roads/tracks, forests, rivers and



hedges. All information collected has been stored in a Geographical Information System (GIS) database, running on QGIS v 2.18.0 (QGIS Development Team 2013). In 2014, i.e the year of the study, grasslands covered about 12% of the study area and were mainly composed of alfalfa or pure/mixed grass fields of varied age structure (temporary and permanent grasslands), managed by mowing, set-aside or grazed by cattle.

### 3.2 Study design

We monitored 65 grasslands in 2014 along landscape gradients in the study area. The 65 grassland fields were selected in contrasted 1 km-radius rural landscapes (i.e. 50-90% of annual crop cover). The scale of 1 km is an adequate scale to describe landscapes relevant to pollinators (Walther-Hellwig & Frankl 2000; Holzschuh *et al.* 2007, 2011, 2016). Landscapes were selected along three uncorrelated compositional landscape gradients, which also covered two landscape historical gradients (Table S1 in Appendix S2):

- (iii) Three gradients of landscape composition characterized by the proportion of surfaces in the 1 km-radius landscapes covered by grasslands (Clough *et al.* 2014), woods (Bailey *et al.* 2014) and mass flowering crop areas (i.e. oilseed rape and sunflower areas) (Westphal *et al.* 2003).
- (iv) Two gradients of landscape history describing complementary aspects of the historical dynamics of grassland cover at the landscape scale: the age of the landscape, which informs on the historical stability of grassland fields in the landscape, and the age of landscape conversion into annual crops which quantifies the legacy effect of grassland disappearance over time.

Landscape history and composition metrics were computed according to our land use GIS database in the 1 km-radius landscapes, centred on each of the 65-surveyed grassland fields. The landscape age was calculated by averaging the time elapsed since the last ploughing, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland. The age of landscape conversion was calculated by averaging the time elapsed since the first conversion into annual crop, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland (see Fig. S1, Appendix S1 in Supporting

information). Landscape composition metrics ranged from 0-35% for grassland covers, 0-32% for wood covers and 0-44% for mass flowering crops (surfaces cultivated with sunflower and oilseed rape crops).

To characterize local (field scale) land use we estimated plant productivity at the grassland scale and the age of the grassland. Productivity was estimated by harvesting each month (between February and August) all plant biomass above a cutting height of 5 cm from the soil surface, within five 35 x 35 cm quadrats. Productivity was then calculated as the weight of dried-plant material (oven-dried at 60°C for 72h) product per square meter per day between the initial biomass measurement and peak biomass (end of May). The age of the grassland was calculated as the time elapsed since the last ploughing according to our land use GIS database.

All selected grasslands were managed by mowing and were either temporary (i.e. grasslands with an age  $\leq 5$  years, sown with pure seed sets such as Ryegrass or alfalfa, or with seed sets including grass species and alfalfa or clover) or permanent grasslands (define as grasslands with an age  $> 5$  years; see Chapter 4).

### 3.3 Plant survey and floral functional traits

A botanical survey was conducted in August 2014 in each monitored grassland. In each grassland, we used 10 quadrats of 1m<sup>2</sup> located randomly within the grassland field to estimate plant diversity and plant species abundance. In each quadrat the number of species was recorded and a percentage cover was visually estimated for each plant species. Relative abundance per species was then calculated as the sum of the species covers in the 10 quadrats divided by the total cover of all species.

We focussed on plant flower traits expected to be relevant in determining pollinator-feeding niches (Fontaine *et al.* 2005, Fontaine *et al.* 2008, Bartomeus *et al.* 2016a, Garibaldi *et al.* 2015, Rijn & Wäckers 2016). We therefore measured floral traits that determine resource accessibility: the flower opening angle ( $A$ , °) measured at the widest part of the corolla; the corolla depth ( $Cd$ , mm); the diameter ( $Cw$ , mm) of one flower measured at the widest part of the corolla; the width mean ( $Cwm$ , mm) of one flower calculated as the mean of three measures of the corolla width; the distance from the nectaries to the anthers ( $DNA$ , mm); the nectar access ( $Na$ ) defined as the

ratio between corolla width and the distance from the nectaries to the anthers. We also measured traits that influence approaches and handling strategies by pollinators (Spaethe *et al.* 2001): the “landing zone” (LZ, mm), which corresponds to the diameter of the inflorescence or of the flower; and the number of flowers (Nf) in one inflorescence (the number of flowers was 1 for simple flower).

Floral traits were measured on the 25 plant species secreting nectar that represented 80% of the total cover of plant species with nectar (i.e., removing grass species). Five individuals per species were measured and a mean-trait value was calculated for each trait on the 25 plant species. All measurements were performed using a stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD).

### 3.4 Wild bee sampling and wild bee functional traits

Wild bees were sampled in each monitored grassland using six coloured pan traps, left in place in each grassland for four days in August. Each pan trap consisted of two different coloured plastic cups (15 cm diameter, filled with water and a few drops of liquid soap, treated with yellow, blue or white UV-reflecting paint) mounted at vegetation height to maximize trapping efficiency (Stephen & Rao 2005; Westphal *et al.* 2008). In each grassland, sampling was carried out along two parallel 50 m transects, one located at the field edge (three pan traps), the other 25 m away inside the field (three pan traps). The pan traps were located at each end and in the centre of both transects.

Wild bee morphological traits were directly measured on the sampled individuals to describe the trait distribution of wild bee communities. The number of individual bees captured per grassland over the 12 pan traps was around  $51 \pm 47$  individuals. To measure trait diversity of bee species we selected randomly 30 individuals (or all individuals when the number of captured bees was  $<30$ ) within each monitored grassland. We measured traits related to body size, mobility and resource-acquisition. Body size is an important trait associated to foraging distance (Greenleaf *et al.* 2007), metabolic rate (Brown *et al.* 2004) and pollination efficiency (Thorp *et al.* 2000; Hoehn *et al.* 2008; Larsen *et al.* 2005). Mobility abilities may also be influenced by wing size (Forster & Cartar 2011). Bee mouthparts are important determinant of bee efficiency in acquiring

---

floral resources (Harder 1983; Borrell 2005) and of plant-pollinator network structure (Stang, Klinkhamer & van der Meijden 2006, Stang *et al.* 2009, Bartomeus *et al.* 2016a). Body size (BS, mm) was measured as the intertegular distance, the distance between the wing bases (Greenleaf *et al.* 2007, Forrest *et al.* 2015). We also measured body length (Bl, mm), wing area (Wg, mm) and wing length/body size ratio (Wg:BS). Finally, we measured different parts of bee head and proboscis: the head width (Hw, mm), the prementum length (Pl, mm) and the glossa length (Gl, mm). We also calculated the ratio between head width and body size (Hw:BS), between prementum length and body size (Prl:BS) and between glossa length and body size (Gl:BS) (Cariveau *et al.* 2016, Bartomeus *et al.* 2016a). Measurements were performed using the stereo microscope (Leica Microsystems M50) equipped with an integrated high definition microscope camera (Leica IC80 HD). In total, 1050 wild bee individuals were measured.

### 3.5 Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the R statistical software (R Development Core Team 2016) version 3.3.1.

#### *Correlation between traits and trait selection*

We performed a principal component analysis (PCA) on flower individual traits and on wild bee individual traits to evaluate the correlations between the different traits and to identify major functional dimensions (Devictor *et al.* 2010). We used a VARIMAX procedure to maximize the correlations between PCA axes and traits.

#### *Functional characterization of plant and wild bee communities in grasslands*

After running the PCA to select flower and wild bee functional traits, we characterized the functional diversity of flower and wild bee communities in each grassland by calculating the volume of the functional space occupied by all individuals belonging to a grassland field, using the R hypervolume package (Blonder *et al.* 2014). The hypervolume method estimates a multi-dimensional volume (unit: standard deviation of centered and scaled log-transformed trait values, raised to the power of the number of trait dimensions used) via thresholded kernel density

estimation. Contrary to other multidimensional functional diversity metrics (e.g. Cornwell *et al.* 2006), the hypervolume is not sensitive to outlying points and takes into account holes in the functional space, giving a more accurate approximation of the real occupied functional space (Blonder *et al.* 2014).

As there is an intrinsic mathematical link between the hypervolume estimates and the number of individuals within a community, we randomly sampled individuals in each plant or wild bee community from the grassland in which individual bees have been captured. The number of sampled individuals was equal to that of the community with the lowest number of individuals (i.e. five individuals). We then estimated the hypervolume on this subset, with constant number of individuals, and repeated the procedure 100 times for each community. Then, the functional diversity (FD) was calculated as the mean hypervolume over all 100 random samples. In addition, we calculated the community mean for each floral trait separately:

$$\text{Community mean } j = \sum_i^n p_{ij} T_i \quad (\text{eqn } 1)$$

where  $p_{ij}$  is the abundance of the plant species  $i$  in the community  $j$  and  $T_i$  the mean trait value of the plant species  $i$ . The mean trait value of the community is weighted by species abundance and reflects the functional identity of dominant plant species in a given community.

### *Size of the wild bee hypervolume*

We used a null model approach to test whether observed wild bee communities differed from what could be expected by chance. We compared the observed hypervolume of bee communities to what we might expect by randomly sampling bees within the regional pool (e.g. Cornwell *et al.* 2006, Bernard-Verdier *et al.* 2012): smaller hypervolumes than expected by chance may indicate an effect of environmental filtering (*sensu* Violle *et al.* 2012). Environmental filtering is hypothesised to constrain individuals belonging to the same community to display more similar trait values to persist, grow and reproduce than individuals randomly drawn from the regional pool (Weiher and Keddy 1998). Conversely, higher hypervolumes than expected by chance may indicate trait divergence and niche differentiation between individuals belonging to the same community (Bernard-Verdier *et al.* 2012).

We ran additional null models to test patterns of functional distribution for bee size-related, dispersal-related and resource-acquisition related traits. For doing so, we used the null model *regional.ind* of the function *ComIndex* in the R package *cati* (Taudière & Violle 2015). We performed 999 randomizations for each null model. To compare the community-wide variance (IC) relative to the total variance in the regional pool (IR) (Violle *et al.* 2012), we calculated for each selected trait separately the standardized effect size (SES) of the hypervolume and the T-statistic:

$$SES = (I_{obs} - I_{sim}) / S_{sim} \quad (eqn 2)$$

where  $I_{obs}$  is the hypervolume or variance observed value,  $I_{sim}$  is the mean of hypervolume or variance values calculated with the null model and  $\sigma_{sim}$  the standard deviation of these simulated values.

#### *Effects of local and landscape factors on bee communities*

We evaluated the effects of flower functional diversity (flower hypervolume) and of land use intensification on wild bee functional diversity (wild bee hypervolume) by using linear models. The model tested how land use intensification at different spatial and temporal scales affects the trait-matching between plant and pollinators. We included in our model, the flower functional diversity and the community mean value of each selected floral trait to control for the functional identity of dominant plant species. We also included local land use variables (grassland productivity and grassland age), landscape composition variables (% grassland, % wood and % mass flowering crop surfaces) and the two landscape history metrics (landscape age and landscape conversion) as predictors of wild bee functional diversity. To test how land use intensification alters the trait-matching between plants and pollinators, we considered in the model two-way interactions between local land use variables, landscape composition variables, landscape history metrics and the flower functional diversity. To account for potential non-linear effects, we considered quadratic terms for local management variables, landscape composition variables and landscape history metrics. Our model also integrated co-varying factors, i.e., the soil type and the coordinates of the centroid of each sampled grassland (latitude, X and longitude, Y) to correct for additional spatial effects not accounted for by the local and landscape predictors.

In a first step, we performed model simplification using a backward regression procedure, in the R statistical software 3.3.1 (R Development Core Team 2016), and further kept the models with lower AICc ( $\Delta \text{AICc} < 4$ ). Then we ran a second set of analyses using the function *dredge* in the R package *MuMIn* (Barton 2014) to select the best predictors of wild bee functional diversity. Model averaging was performed based on AICc weights when multiple models were selected. Model residuals were inspected for constant variance and normality. We standardized all variables (z-scored: mean-centred and divided by the standard deviation) to interpret parameter estimates on a comparable scale. Correlations among the predictors used were low (Table S1 in Appendix S2).

To evaluate the relative importance of the predictors under consideration as drivers of wild bee functional diversity, we calculated the relative effect of the parameter estimates for each set of predictors. This method is similar to a variance decomposition analysis since we z-scored all predictors prior to analysis.

### *Assessing the effects of different land use intensification scenarios on wild bee communities*

To assess how wild bee hypervolume was impacted by the joint effect of land use intensification and flower diversity, we computed wild bee hypervolume in three contrasted landscape scenarios (see details in Fig. 5): (i) a recently converted landscape with an average landscape conversion into annual crop of 5 years and composed of 25% of permanent grasslands and 8% of mass flowering crops in the surrounding landscape. This landscape corresponds to what was observed twenty years ago in the studied region with remaining species rich permanent grasslands. Locally, the focal grassland was >10 year-old with a high flower functional diversity; (ii) agricultural intensive landscape converted since a longer time (averaged landscape conversion 10 years) but where old plant species rich grasslands has been maintained (e.g. through Agri-environmental scheme subsidies, permanent grasslands; Chapter 4). The focal grassland was old with a high flower functional diversity; (iii) a highly agricultural intensive landscape with a landscape conversion into annual crop of more than 20 years and composed of 25% of mass flowering and 8% of species poor temporary grasslands. Focal grassland was young with a low flower functional diversity.

---

Bee hypervolumes were calculated by gathering individuals from different sampled grasslands corresponding to each type of landscape (see fig. 5 for details on grasslands selection). We then randomly sampled 100 individuals from each pool and estimated the bee hypervolume on this subset. The procedure was repeated 100 times for the three types of landscape and the three hypervolumes were calculated as the mean hypervolume over the 100 random samples. We also calculated the contribution of each of the three bee traits to the total hypervolume in the three types of landscape, using the *hypervolume\_importance* function in the R package *hypervolume* (Blonder *et al.* 2014). The function proceeds by comparing the three-dimensional hypervolume size to the two-dimensional hypervolume size, where the trait of interest has been deleted. The importance value reported is the ratio of the three-dimensional hypervolume relative to the two-dimensional hypervolume. Larger values indicate that a trait has a proportionally higher contribution to the overall hypervolume.

## 4. Results

### 4.1 Functional axes of specialisation in flower and bee communities

Flower traits segregated the 25 plant species along three main axes of functional (Fig. 1 A and B, Table S2 in Appendix S3, 94% of the explained variance) specialization related to the size of individual flower, flower depth and inflorescence size. The first flower PCA axis (45% of variance explained) was positively correlated with nectar accessibility - the diameter of the corolla (Cw and Cwm), the nectar access (Na) and the flower-opening angle (A). The second flower PCA axis (31% of variance explained) was positively correlated with flower depth – corolla depth (Cd) and distance from the nectaries to the anthers (DNA). The third flower PCA axis (18% of variance explained) was positively correlated with the inflorescence width – landing zone (LZ) and the number of flowers (Nf). For the subsequent analyses, we therefore selected three independent traits related to each functional axis: the corolla diameter, the corolla depth and the landing zone.

Wild bee traits segregated along three main axes of morphological specialization (Fig. 1 C & D, Table S3 in Appendix S3, 87% of the explained variance) related to size, glossa length and bee shape. The first PCA axis (53% of variance explained) was positively correlated with size-



and mobility-related traits – the body size (BS), the body length (Bl), the prementum length (Pl), the head width (Hw), the wing area (Wg) and the wing length/body size ratio (Wg:BS). The second PCA axis (19% of variance explained) was positively correlated with resource-acquisition traits - the glossa length (Gl) and the glossa length/body size ratio (Gl:BS). The third PCA axis (15% of variance explained) opposed wild bee individuals according to their shape (oblong individuals vs. thickset individuals) – positively correlated with the prementum length/body size ratio (Prl:BS) and the head width/body size ratio (Hw:BS). For the subsequent analyses, we selected body size, glossa length and prementum length/body size ratio, as functional markers of the three functional axes of specialisation, to investigate wild bee community responses to land use intensification.

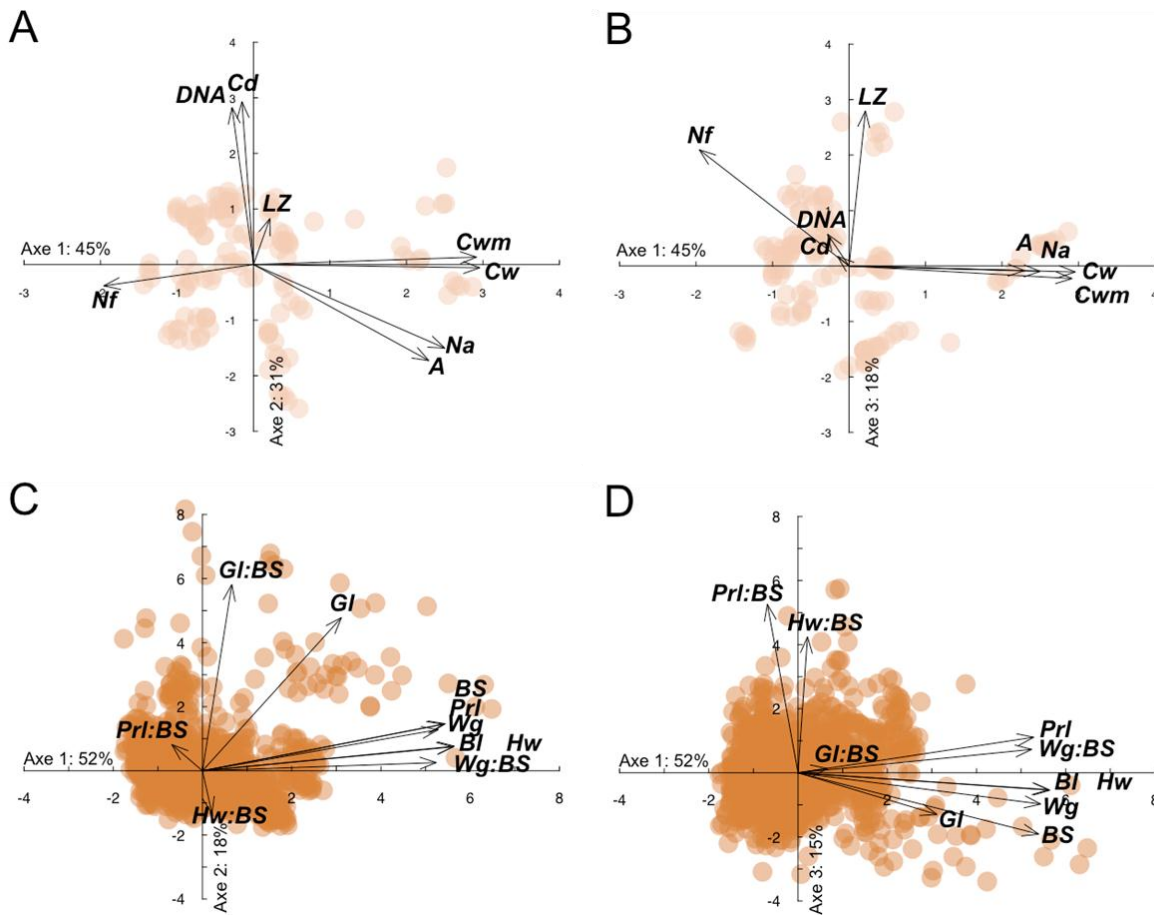
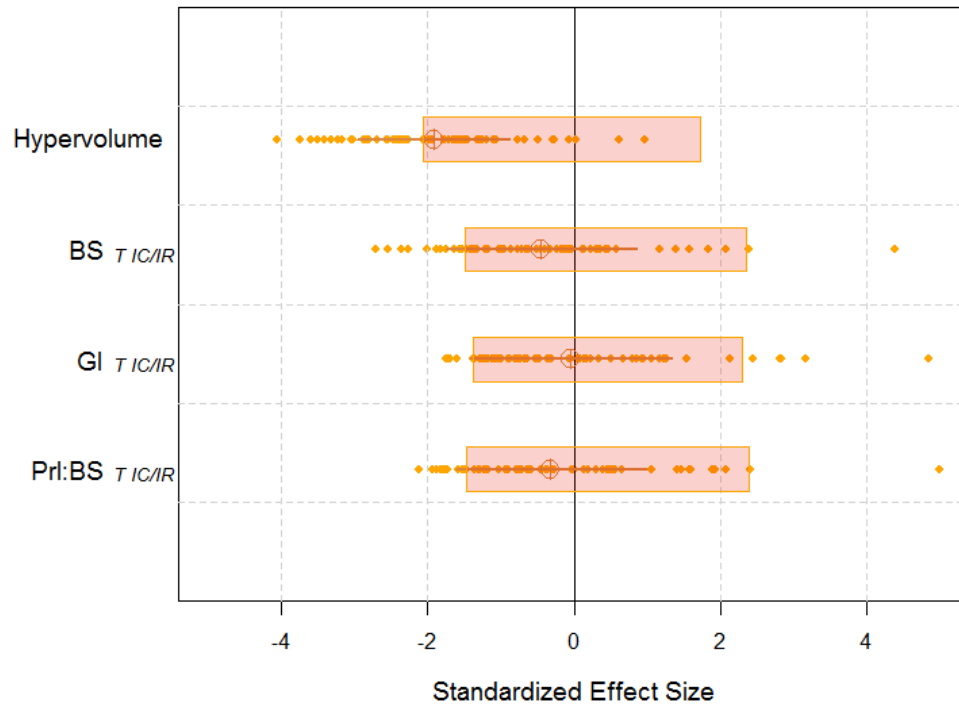


Figure 1. Morphological traits of flower (A & B) and wild bee (C & D) individuals represented in two principal component analyses (PCA). The three orthogonal axes explained respectively 45%, 31% and 18% of the total variance for flower individuals, and 53%, 19% and 15% of the total variance for wild bee individuals. Traits abbreviations for floral traits were: A, opening angle measured at the widest part of the corolla; Cd, corolla depth; Cw, the diameter of a flower at the widest part of the corolla; Cwm, width mean calculated as the mean of three measures of the corolla width; DNA, the distance from the nectaries to the anthers; LZ, landing zone which correspond to the diameter of the inflorescence or of the flower; Na, nectar access calculated as the ratio between corolla width and the distance from the nectaries to the anthers (see Garibaldi *et al.* 2015) ; Nf, number of flowers. Traits abbreviations for wild bee traits were : BS, body size; BI, body length; Wg, wing area; Hw, head width; Wg:BS, wing area vs. body size ratio; Hw:BS, head width vs. body size ratio; GI, glossa length; Prl, prementum length; GI:BS, tongue length vs. body size ratio; Prl:BS, prementum length vs. body size ratio.

### 4.2 Wild bee functional diversity

When considering all traits together, wild bee hypervolume was generally lower than expected by chance indicating a strong effect of environmental filtering on bee communities (46% of bee communities showed a lower hypervolume than expected by chance, Fig. 2). However, the comparison of the T-statistics for each trait separately from randomized predictions (through SES values) revealed that this effect is not clearly detected for the ranges of body size (19% of bee communities showed a lower range of body size than expected by chance), glossa length (6% of bee communities showed a lower range of glossa length than expected by chance) and prementum length/body size ratio (16% of bee communities showed a lower range of prementum length/body size ratio than expected by chance). These results indicated the importance of considering multiple traits together rather than single traits to detect the effect of the environment on wild bee functional diversity.



**Figure 2.** Standardized effect size (SES) of the hypervolume and of the T-statistics for the community-wide variance relative to the total variance in the regional pool (T IC/IR), for the three selected traits: body size (BS), glossa length (GI) and prementum length/body size ratio (Pri:BS). For the hypervolume and for each trait, orange coloured dots represent the SES value for each community. The crossed circle and the segments represent, respectively, the mean and the standard deviation of the SES values. The coloured zone represents the null model envelop at 95%.

#### 4.3 Effects of flower functional diversity and land use intensification on wild bee functional diversity

Land use intensification acting at both local and landscape scales, flower functional diversity and mean floral trait values explained in large part observed variations in wild bee hypervolume, with an  $R^2 = 0.63$  (Fig. 3; see also Tables S4 and S5 in Appendix S4, AICc-based model selection).

Consistently with our hypothesis of trait-matching, wild bee hypervolume was largely explained by individual floral trait values and by the functional diversity of flowers quantified as the flower hypervolume (altogether 34% of explained variance) (Fig. 3). Specifically, the mean

flower depth had a positive effect on wild bee hypervolume (18% of explained variance,  $p$ -value<0.001), while the mean flower width had a negative effect (9% of explained variance,  $p$ -value=0.007). This suggests that plant communities dominated by narrow flowers are positively associated with functionally diverse bee community. The functional diversity of flowers (i.e. flower hypervolume) had a positive effect (7% of explained variance, without interactions,  $p$ -value= 0.030), indicating that functionally diverse plant communities host more diverse pollinator communities.

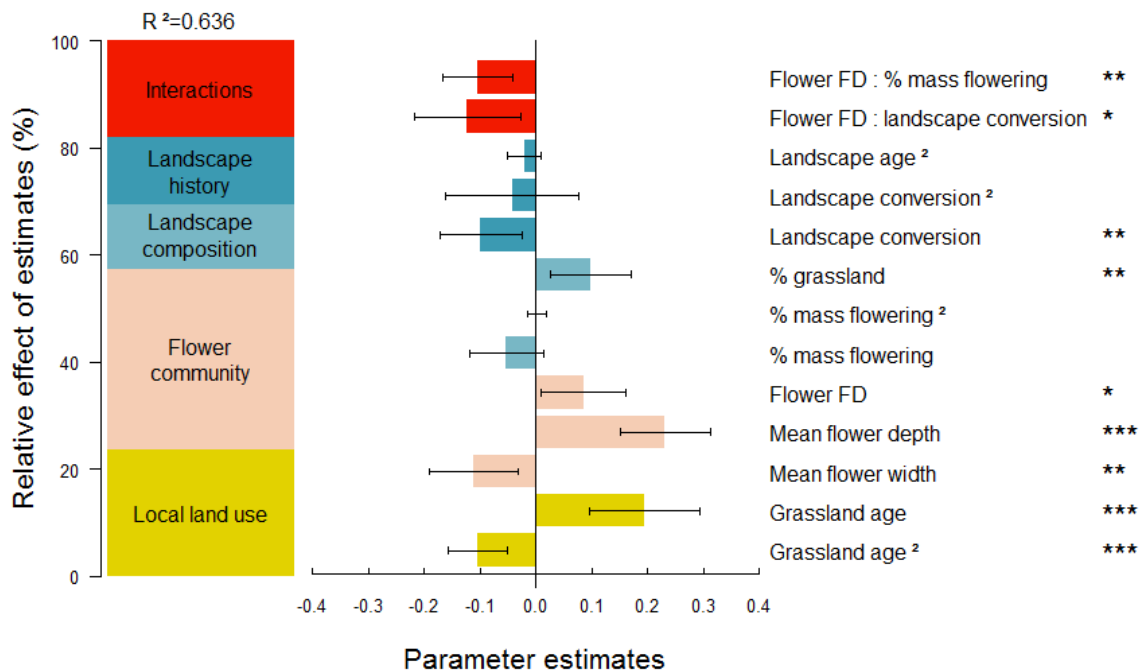


Figure 3. Parameter estimates ( $\pm$ se) resulting from the model averaging procedure and relative effects of estimates (%) of each group of predictors (i.e. local land use, flower community, landscape composition and landscape history) and their interactions on the functional hypervolume of wild bee community. P-values of the best selected models for each model parameter are given, \*,  $p$ -value < 0.05; \*\*  $p$ -value < 0.01; \*\*\*  $p$ -value < 0.001. The functional hypervolume of wild bee community and flower community functional hypervolume were log-transformed and all explanatory variables were scaled (see also Tables S4 and S5 for more details in model selections and model parameters in Appendix S4).

The positive relationship between flower and bee hypervolume effect was strongly modulated by landscape composition and landscape history (Fig. 3 and Fig. 4). Bee hypervolume was explained by two significant interactions between flower hypervolume and: (i) landscape conversion into annual crop (10% of the explained variance,  $p$ -value= 0.013); (ii) the proportion of mass flowering in the surrounding landscape (8% of the explained variance,  $p$ -value= 0.001). We found a strong positive relationship between flower and bee hypervolumes in landscapes characterized by a low conversion rate into annual crop and low mass flowering cover (Fig. 4A and B). In contrast, this relationship vanished in landscape with a long history of annual cropping (high landscape conversion value) or dominated by mass flowering crop. This result is consistent with the direct effect of landscape history, which accounted for 13% of the explained variance and was mostly determined by a quadratic effect of landscape conversion (11% of the explained variance,  $p$ -value= 0.009) (Fig. 3). It suggests that wild bee functional diversity was low in landscapes converted in annual crop for a long time. Finally, landscape composition variables accounted for 12% of the explained variance, mostly due to a positive effect of the proportion of grassland cover in the surrounding landscape (8% of the explained variance,  $p$ -value= 0.010) (Fig. 4 D).

Local land use effect was due to a quadratic effect of the grassland age (24% of the explained variance,  $p$ -value<0.001), where pollinator communities were more diverse in permanent grasslands (Fig. 4 C).

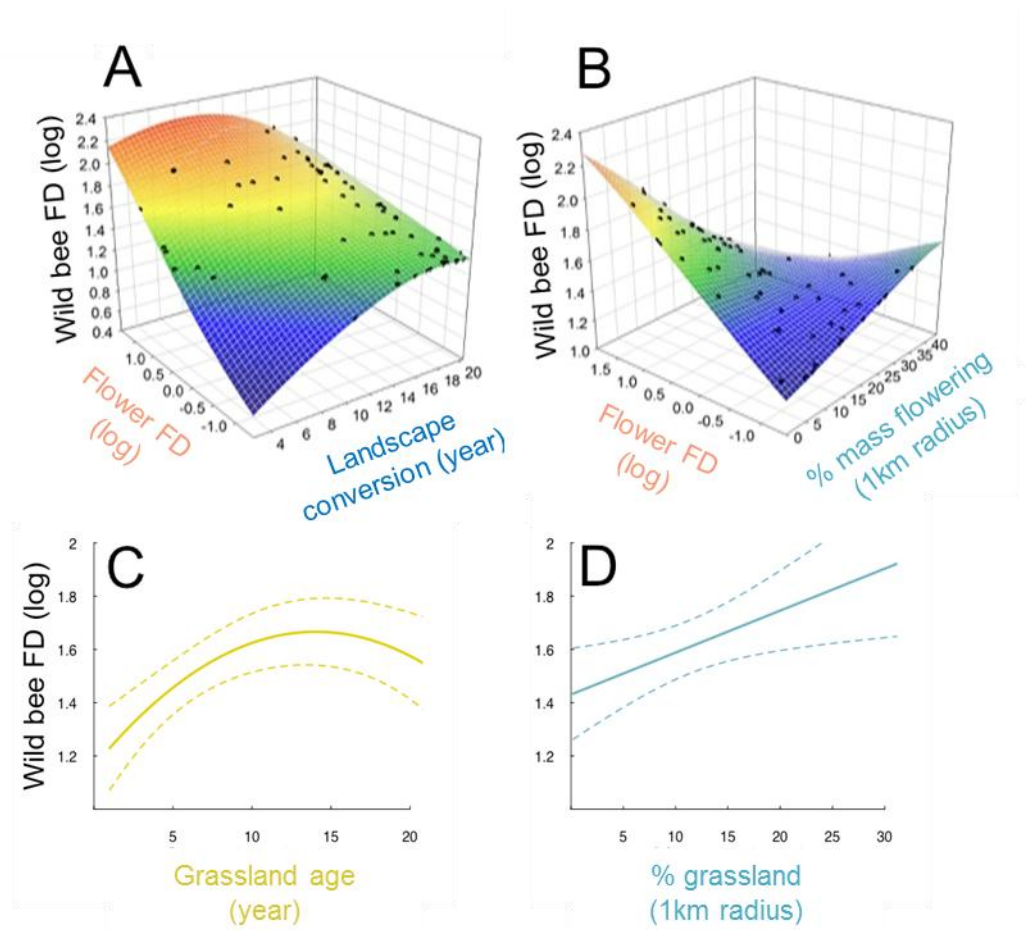


Figure 4. Predicted wild bee functional diversity (hypervolume,  $sd^3$ ) as a function of (A) the flower functional diversity (hypervolume,  $sd^3$ ) and the landscape conversion time (year); (B) the flower functional diversity (hypervolume,  $sd^3$ ) and the percentage of mass flowering in the landscape; (C) the age of the grassland since the last ploughing event (year); (D) the percentage of grasslands in the landscape. Black dots indicated predicted values for each sampled grassland (see also Table S5, Appendix S4 for model parameters).

#### 4.4 Scenario of the effect of land use intensification

Compared to recently converted landscape, wild bee hypervolume decreased by the half in agricultural intensive landscape with permanent grasslands and decreased by factor three in highly intensive agricultural landscape (Fig. 5B). Interestingly, maintaining a high flower functional diversity locally had low effect on wild bee hypervolume in intensive agricultural landscape (Fig. 5B).

The wild bee hypervolume was reduced along the three trait-dimensions together indicating that extreme bee trait syndromes were lost as land use intensification increased (Fig. 5A). However, the relative contribution of each trait to the hypervolume changed across the three contrasted landscapes. Glossa length determined wild bee functional diversity in recently converted landscape, while its contribution decreased in intensive agricultural landscape with permanent grasslands and in highly intensive agricultural landscape. In addition, the importance of body size was higher in intensive agricultural landscape with permanent grasslands and in highly intensive agricultural landscape (Fig. 5C). This result suggests that the diversity of bee glossa and bee shape were more impacted by land use intensification than bee body size.



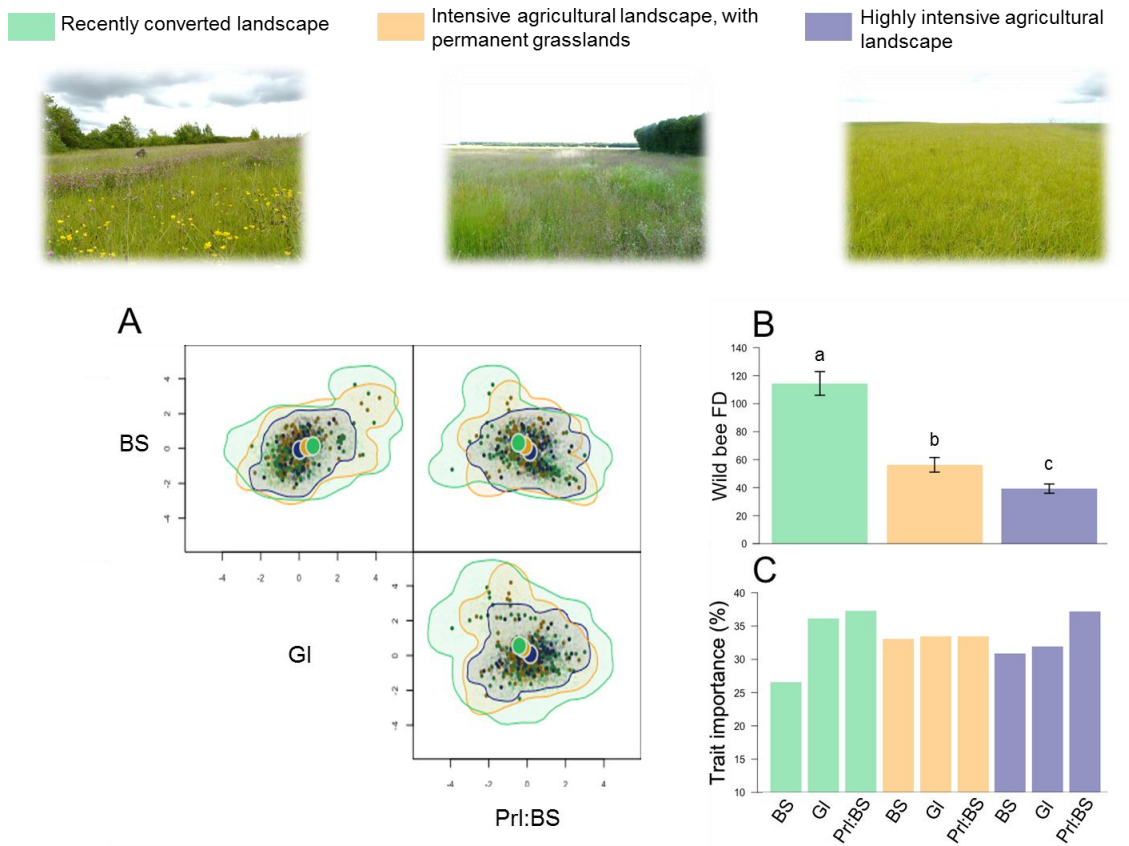


Figure 5. Wild bee FD (hypervolume,  $sd^3$ ) calculated for (i) recently converted landscape in green (landscape converted into annual crop for 5 years, 20% of grassland and 8% of mass flowering crops in the surrounding landscape and locally, sampled grasslands were around 15 years old with high flower hypervolume); (ii) intensive agricultural landscape with permanent grasslands in orange (landscape converted into annual crop for 10 years, 15% of mass flowering crops and 10% of grasslands in the surrounding landscape, local sampled grasslands were around 15 years old with high flower hypervolume); (iii) highly intensive agricultural landscape in blue (landscape converted into annual crop for more than 20 years, 25% of mass flowering crops and 8% of grasslands in the surrounding landscape, local sampled grasslands were around 5 years old with low flower hypervolume). (A) Pairwise plots representing the hypervolume for each type of landscape, along traits (log transformed) of the three-hypervolume dimensions: body size, glossa length and prementum length/body size ratio. The coloured lines are the contour lines of each hypervolume. The small coloured dots are the uniformly random samples from the inferred hypervolume. The large, filled, and coloured circles are the hypervolume centroids. (B) Wild bee FD (hypervolume,  $sd^3$ ) for the three types of landscape. Significant differences are indicated with letters. (C) Contribution of each trait to the total hypervolume of the three types of landscape.

---

## 5. Discussion

Increasing flower functional diversity increased wild bee functional diversity in grasslands (Fig. 4) consistently with our hypothesis (i) that the trait-matching between plant and wild bee species could explain wild bee functional diversity and abundance. To the best of our knowledge, few studies have explicitly link trait-matching to the abundance and diversity of wild bee species across functionally diverse communities (Bartomeus *et al.* 2016a). However, a key result of our study was to show that the effect of trait-matching on wild bee diversity was strongly modulated by landscape history of annual cropping according to our hypothesis (iii) and by the presence of grasslands in the surrounding current landscape consistently with our hypothesis (ii).

It was important in our analyses to take into account the flower mean trait values of plant communities (CWMs) to assess the net effect of flower diversity on bee communities (Fig. 4). For instance, we found that the mean flower depth had a strong positive effect on wild bee diversity (Fig. 4). Previous studies demonstrated that pollinators with long mouthparts forage preferentially on narrow or tubular flowers and flower depth has been shown to act as a barrier trait (Fontaine *et al.* 2005; Campbell *et al.* 2014). Accordingly, bees with short mouthparts could not access deep flowers (Bartomeus *et al.* 2016a) and plant communities with narrow or tubular flowers would therefore be expected to support less diverse pollinator communities. Our results clearly not support this hypothesis as we found the opposite syndrome. A possible explanation could be that there are multiple pollinator strategies to access deep flowers (Spaethe *et al.* 2001; Maloof 2001). For instance, body size and shape could also determine bee ability to exploit narrow flower if oblong pollinators may enter narrow flower to access nectar, despite their short mouthparts.

The age of the focal grassland had a positive effect on wild bee functional diversity (Figs. 4 & 5C). Habitat stability may allow organisms with low movement abilities to persist in agricultural landscapes and enhance local functional diversity over time (Mouquet *et al.* 2003; Chapitre 2). However, we were not able to confirm that more stable habitat at the landscape scale could reinforce bee functional diversity as our landscape age metric (i.e. age of grasslands weighted by their surfaces in the surrounding landscape) did not discriminate landscapes with a high quantity of young-grassland from landscapes with few old-grasslands. However, we found a linear

positive effect of the proportion of grassland cover itself in the surrounding landscape (Figs. 4 & 5D). The presence of grasslands in the surrounding landscape could enhance bee functional diversity within local communities independently from local trait-matching by creating landscape-scale mass effects (Leibold *et al.* 2004) sustaining a flow of functionally contrasted species across bee communities (Blitzer *et al.* 2012), consistently with our hypothesis (ii).

The positive correlation between flower functional diversity and wild bee functional diversity, observed in our dataset, tends to disappear in historically crop-dominated landscapes (i.e. high landscape conversion values) (Fig. 5A). Because landscape history alters plant and pollinators interactions, our results suggest that present-day trait-matching may reflect the “ghost of past land use” (Harding *et al.* 1998). Previous studies suggested the importance of disturbance time-lag effects in shaping mutualistic interactions (e.g. Bommarco *et al.* 2014; Miller-Struttman *et al.* 2016) and evidenced that both plants and pollinators might be on a deterministic way to extinction in present-day disturbed landscapes (i.e. ‘extinction debt’, Tilman *et al.* 1994; Krauss *et al.* 2010; Bommarco *et al.* 2014; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2015). Interestingly, the negative effect of landscape conversion was detected in grasslands composed of diverse flower communities (Fig. 5A). In agricultural landscapes, these grasslands may be more attractive than grasslands composed of less diverse flower communities and, by providing diverse feeding resources, could concentrate diverse pollinator communities (Tscharntke *et al.* 2012; Clough *et al.* 2014). By reducing the landscape species pool, long history of annual cropping may particularly reduce bee functional diversity in those grasslands. Determining in which extent present communities carry the signature of past land use may therefore be essential to mitigate land use intensification effects and maintain ecosystem services in farmlands.

Trait-matching between plant and wild bee communities was also impacted by the proportion of mass flowering crops in the surrounding landscape (Fig. 4). The positive effect of flower functional diversity on wild bee diversity vanished in landscape dominated by mass flowering crop (Fig. 5B). This result echoes previous studies which found that high proportion of mass flowering crop in the surrounding landscape disrupt local plant-pollinator interactions (e.g. Diekötter *et al.* 2010). Mass flowering crops may distort the trait-matching between plant and wild bees in two different non-exclusive pathways. First, increasing mass flowering crop cover lead to a dilution of pollinator density in agricultural landscapes (Holzschuh *et al.* 2016), which

---

may affect pollinator abundance in the focal grassland. Second, mass flowering crops such as oilseed rape and sunflower are mostly visited by pollinators with short mouthparts. Increasing mass-flowering crop cover therefore benefits few dominant species sharing specific traits (Holt 2008; Diekötter *et al.* 2010). After the cessation of flowering, these species may disperse and modify trait distribution within other habitats in the surrounding landscape (Persson & Smith 2013), through mass effect processes (i.e. flows of individuals from source to sink habitats, Leibold *et al.* 2004).

Our study focusing on historical and compositional effect of agricultural landscape on bee functional diversity may help to better understand pollinators decline in agricultural landscapes. Our study clearly indicated that functionally diverse grasslands are highly beneficial to sustain functionally diverse pollinator communities. Some landscapes in our study site, still harbours relatively large areas of semi-natural grasslands (up to 25% in a 1km-radius landscape) and a large proportion of the original species pool might thereby still persist in those grasslands. These results underline the importance of current strategies aiming at enhancing floral resources, at both local and landscape scales, to mitigate pollinators decline (e.g. agri-environmental scheme such as sowing nectar flower mixtures) (Carvell *et al.* 2007; Scheper *et al.* 2014). Yet, local scale flower diversity was not enough to compensate the loss of bee functional diversity due to long history annual cropping and to the presence of mass flowering crop particularly if a significant amount of grassland cover is not maintained in intensively agricultural landscape. The persistence of functional diverse bee communities is predicted to strongly decline with the conversion of permanent grasslands into intensive annual crop (Fig. 6A & B). Maintaining old flower rich grasslands in crop-dominated system – e.g. through environmental subsidies (Chapter 4) – do not have a significant effect on bee functional diversity and actual pollinator communities are much more affected by land use changes that occurred twenty years ago and perhaps even earlier (Fig. 6). Importantly, such intensification affects extreme trait values (Fig. 6) and particularly the diversity of traits that has been shown to clearly determine pollinator resource-acquisition (i.e. glossa length). This result emphasizes that land use intensification affects the mutualistic interactions with flowering plants, which might have deleterious consequences for maintaining diverse wild plant communities (Aguilar *et al.* 2006; Ollerton *et al.* 2011; Saar *et al.* 2012; Clough *et al.* 2014) and pollination services in agricultural landscapes (Garibaldi *et al.*

2011; Garibaldi *et al.* 2013). Unpaid extinction debt on wild pollinators highlights the urgency for maintaining management strategies over the time.

There is great expectation that using trait-based approach will allow to anticipate and mitigate the effect of current global change on bee communities (e.g. Ekroos *et al.* 2013; Bartomeus *et al.* 2013; Rader *et al.* 2014; Forrest *et al.* 2015; De Palma *et al.* 2015; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2016). However, identifying a consistent response among wild bees has remained challenging (Bartomeus *et al.* 2016b). For instance, some studies found large species to be more sensitive to land use intensification (Larsen *et al.* 2005; Bartomeus *et al.* 2013; Rader *et al.* 2014), while others found the opposite (De Palma *et al.* 2015). Also, traits may interact in complex ways to determine pollinator responses to land use intensification. For example, size-related traits and resource acquisition traits might interact and should be concurrently considered (Bommarco *et al.* 2010; De Palma *et al.* 2015; Kremen *et al.* 2015; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2016). By considering simultaneously multiple pollinator traits, our study reveals how wild bee functional diversity are filtered out by land use intensification, through historical and compositional effects acting at the local and landscape scales. While single trait may not be able to capture a clear response, our study had to the growing evidence that considering multiple proximal traits related to species ability to acquire resources, survive and disperse provide significant advance on how global change may impact on wild bee functional diversity.

### Acknowledgments

We thank F. Coudray, H. Deraison, Y. Erreca, T. Fanjas-Mercère, J-L. Gautier, L. Gross, N. Guillon, F. Mezerette, S. Pillaud, M. Roncoroni, A. Saintilan, E. Tedesco and the technical services of the Chizé Centre for Biological Studies for field assistance. The study was partly supported by the FarmLand research programme, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004) and the ECODEAL research programme, funded through the 2013-2014 BiodivERsA/FACCE-JPI joint call for research proposals, with the national funders ANR, BMBF, FORMAS, FWF, MINECO, NOW and PT-DLR. G. Le Provost was supported by a region Poitou-Charentes - department Deux-Sèvres PhD grant. N.Gross has received the support of the EU in the framework of the Marie-Curie FP7

COFUND People Programme, through the award of an AgreenSkills + fellowship (under grant agreement n° 609398).

## 6. References

Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L. & Aizen, M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters*, **9**, 968–980.

Aguirre-Gutiérrez, J., Biesmeijer, J.C., Loon, E.E., Reemer, M., WallisDeVries, M.F. & Carvalheiro, L.G. (2015) Susceptibility of pollinators to ongoing landscape changes depends on landscape history. *Diversity and Distributions*, **21**, 1129–1140.

Aguirre-Gutiérrez, J., Kissling, W.D., Carvalheiro, L.G., WallisDeVries, M.F., Franzén, M. & Biesmeijer, J.C. (2016) Functional traits help to explain half-century long shifts in pollinator distributions. *Scientific reports*, **6**.

Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C.F., Prati, D., Gossner, M.M., Tschardt, T. et al. (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 308–313.

Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P., Potts, S.G. & Bouget, C. (2014) Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and evolution*, **4**, 370–380.

Bartomeus, I., Ascher, J.S., Gibbs, J., Danforth, B.N., Wagner, D.L., Hedtke, S.M. & Winfree, R. (2013) Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 4656–4660.

Bartomeus, I., Cariveau, D., Harrison, T. & Winfree, R. (2016a) Pollinator species traits do not predict either response to agricultural intensification or functional contribution. *bioRxiv*, 072132.

Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A. & Bernard-Verdier, M. (2016b) A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*.

Baude, M., Kunin, W.E., Boatman, N.D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M.A. et al. (2016) Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, **530**, 85–88.

Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. & Garnier, E. (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, **100**, 1422–1433.

- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T. et al. (2006) Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351–354.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A. & Tscharntke, T. (2012) Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **146**, 34–43.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. & Enquist, B.J. (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 595–609.
- Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Pöyry, J., Roberts, S.P. et al. (2010) Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20092221.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L. & Öckinger, E. (2014) Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and distributions*, **20**, 591–599.
- Borrell, B.J. (2005) Long Tongues and Loose Niches: Evolution of Euglossine Bees and Their Nectar Flowers1. *Biotropica*, **37**, 664–669.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Burkle, L.A. & Alarcón, R. (2011) The future of plant–pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, **98**, 528–538.
- Campbell, D.R., Forster, M. & Bischoff, M. (2014) Selection of trait combinations through bee and fly visitation to flowers of *Polemonium foliosissimum*. *Journal of evolutionary biology*, **27**, 325–336.
- Cariveau, D.P., Nayak, G.K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J.S., Gibbs, J. & Winfree, R. (2016) The Allometry of Bee Proboscis Length and Its Uses in Ecology. *PloS one*, **11**, e0151482.
- Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D. & Nowakowski, M. (2007) Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 29–40.
- Clough, Y., Ekroos, J., Báldi, A., Batáry, P., Bommarco, R., Gross, N. et al. (2014) Density of insect-pollinated grassland plants decreases with increasing surrounding land-use intensity. *Ecology letters*, **17**, 1168–1177.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465–1471.

- 
- Cussans, J., Goulson, D., Sanderson, R., Goffe, L., Darvill, B. & Osborne, J.L. (2010) Two bee-pollinated plant species show higher seed production when grown in gardens compared to arable farmland. *PLoS One*, **5**, e11753.
- De Palma, A., Kuhlmann, M., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., Börger, L., Hudson, L.N. et al. (2015) Ecological traits affect the sensitivity of bees to land-use pressures in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1567–1577.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W. et al. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V. & Jauker, F. (2010) Oilseed rape crops distort plant–pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 209–214.
- Ekroos, J., Rundlöf, M. & Smith, H.G. (2013) Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape ecology*, **28**, 1283–1292.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., Pearse, W.D., Lefebvre, V., Rosa, I., Carreiras, J. et al. (2013) Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology letters*, **16**, 1221–1233.
- Fontaine, C., Collin, C.L. & Dajoz, I. (2008) Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology*, **96**, 1002–1010.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2005) Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, **4**, e1.
- Forrest, J.R., Thorp, R.W., Kremen, C. & Williams, N.M. (2015) Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 706–715.
- Foster, D.J. & Cartar, R.V. (2011) Wing wear affects wing use and choice of floral density in foraging bumble bees. *Behavioral Ecology*, **22**, 52–59.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D. et al. (2003) The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience*, **53**, 77–88.
- Fukami, T. (2004) Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, **85**, 3234–3242.
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P., Carvalheiro, L.G., Kremen, C. & others. (2015) Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1436–1444.



- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A. et al. (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology letters*, **14**, 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A. et al. (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *science*, **339**, 1608–1611.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C. & Rotheray, E.L. (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, **347**, 1255957.
- Gravel, D., Albouy, C. & Thuiller, W. (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **371**, 20150268.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589–596.
- Harder, L.D. (1983) Functional differences of the proboscides of short-and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 1580–1586.
- Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P.V., Helfman, G.S. & Jones, E.B.D. (1998) Stream biodiversity: the ghost of land use past. *Proceedings of the national academy of sciences*, **95**, 14843–14847.
- Hillebrand, H. & Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479–491.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**, 2283–2291.
- Holt, R.D. (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology*, **89**, 671–681.
- Holtschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M., Scheper, J., Wickens, J.B., Wickens, V.J., Bommarco, R. & others. (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, **19**, 1228–1236.
- Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tschardtke, T. (2007) Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 41–49.
- Holtschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2010) How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, **79**, 491–500.

- 
- Jha, S. & Kremen, C. (2013) Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 555–558.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R. et al. (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology letters*, **16**, 584–599.
- Kormann, U., Rösch, V., Batáry, P., Tschamntke, T., Orci, K.M., Samu, F. & Scherber, C. (2015) Local and landscape management drive trait-mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, **21**, 1204–1217.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M. et al. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters*, **13**, 597–605.
- Kremen, C. & M'Gonigle, L.K. (2015) Small-scale restoration in intensive agricultural landscapes supports more specialized and less mobile pollinator species. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 602–610.
- Kritsky, G. (1991) Darwin's Madagascan hawk moth prediction. *American Entomologist*, **37**, 206–210.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R. et al. (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 564–571.
- Larsen, T.H., Williams, N.M. & Kremen, C. (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, **8**, 538–547.
- Larsson, M. & Franzén, M. (2007) Critical resource levels of pollen for the declining bee *Andrena hattorfiana* (Hymenoptera, Andrenidae). *Biological Conservation*, **134**, 405–414.
- Lavorel, Storkey, Harrington, Bardgett, Diaz, De Bello, et al. (2013) How trait linkages within and across trophic levels underlie ecosystem service responses to environmental change. *Journal of Vegetation Science*.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, **7**, 601–613.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, **85**, 1840–1845.
- Maloof, J.E. (2001) The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, **88**, 1960–1965.

- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Miller-Struttman, N.E., Geib, J.C., Franklin, J.D., Kevan, P.G., Holdo, R.M., Ebert-May, D., Lynn, A.M., Kettenbach, J.A., Hedrick, E. & Galen, C. (2015) Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, **349**, 1541–1544.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618–626.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Gray, C.L., Scharlemann, J.P., Börger, L., Phillips, H.R., Sheil, D., Lysenko, I. & others. (2016) Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography*.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A. et al. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, **520**, 45–50.
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M. & Crockett, R. (2014) Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*, **346**, 1360–1362.
- Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, **120**, 321–326.
- Persson, A.S. & Smith, H.G. (2013) Seasonal persistence of bumblebee populations is affected by landscape context. *Agriculture, ecosystems & environment*, **165**, 201–209.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, **25**, 345–353.
- Purschke, O., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Römermann, C., Durka, W., Kühn, I. & Prentice, H.C. (2014) Interactive effects of landscape history and current management on dispersal trait diversity in grassland plant communities. *Journal of Ecology*, **102**, 437–446.
- Quantum, G.I.S. (2013) Development Team, 2012. Quantum GIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. *Free Software Foundation, India*.
- Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J.M. & Laliberté, E. (2014) The winners and losers of land use intensification: pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Diversity and Distributions*, **20**, 908–917.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 505–514.
- Rijn, P.C. & Wäckers, F.L. (2016) Nectar accessibility determines fitness, flower choice and abundance of hoverflies that provide natural pest control. *Journal of Applied Ecology*.

- 
- Roulston, T.H. & Goodell, K. (2011) The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of entomology*, **56**, 293–312.
- Saar, L., Takkis, K., Pärtel, M. & Helm, A. (2012) Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions*, **18**, 808–817.
- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W.A., van der Linden, G.T., Schaminée, J.H., Siepel, H. & Kleijn, D. (2014) Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 17552–17557.
- Spaethe, J., Tautz, J. & Chittka, L. (2001) Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 3898–3903.
- Spasojevic, M.J., Copeland, S. & Suding, K.N. (2014) Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography*, **37**, 939–949.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G. & Van Der Meijden, E. (2006) Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web. *Oikos*, **112**, 111–121.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G., Waser, N.M., Stang, I. & van der Meijden, E. (2009) Size-specific interaction patterns and size matching in a plant–pollinator interaction web. *Annals of Botany*, **103**, 1459–1469.
- Stephen, W.P. & Rao, S. (2005) Unscented color traps for non-Apis bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **78**, 373–380.
- Taudiere, A. & Violle, C. (2015) cati: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. *Ecography*.
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D. et al. (2004) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, **303**, 1879–1881.
- Thorp, R.W. (2000) The collection of pollen by bees. *Pollen and pollination*, pp. 211–223. Springer.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65–66.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P. et al. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.

- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M. et al. (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, **29**, 299–307.
- Vandvik, V. & Goldberg, D.E. (2006) Sources of diversity in a grassland metacommunity: quantifying the contribution of dispersal to species richness. *The American Naturalist*, **168**, 157–167.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L.I.N., Albert, C.H., Hulshof, C. et al. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, **27**, 244–252.
- WallisDeVries, M.F., Poschlod, P. & Willems, J.H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*, **104**, 265–273.
- Walther-Hellwig, K. & Frankl, R. (2000) Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp.(Hym., Apidae), in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology*, **124**, 299–306.
- Weiher, E., Clarke, G.P. & Keddy, P.A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309–322.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E. & Blüthgen, N. (2014) Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology*, **95**, 466–474.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation: large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, **150**, 76–85.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T. et al. (2008) Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 653–671.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, **6**, 961–965.

## 7. Supporting information

## Appendix S1

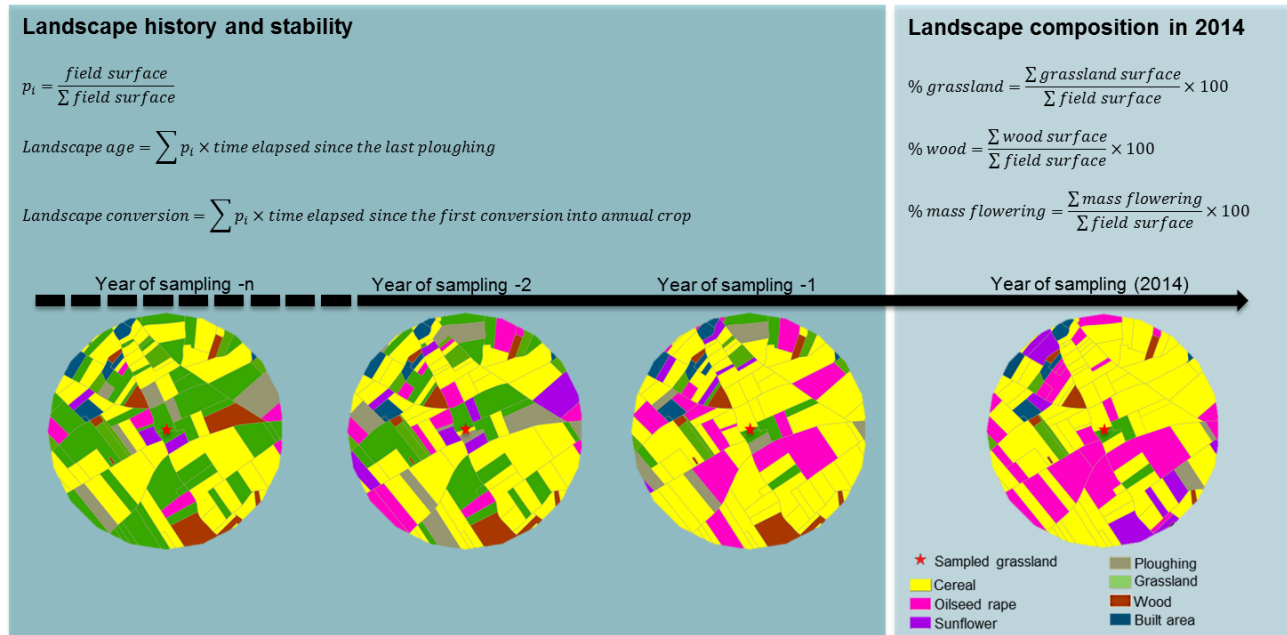


Figure S1. Metrics describing landscape LUI over the last 20 years. We calculated two metrics describing landscape history and stability, associated with the temporal dynamics of grasslands in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland: (i) the landscape age, by averaging the time elapsed since the last ploughing, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland; (ii) the landscape conversion, by averaging the time elapsed since the first conversion into annual crop, weighted by the field surface, for all fields in a 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland. In addition, we controlled for the effects of landscape composition during the sampling year (2014) by calculating the proportion of grassland surfaces, wood surfaces and mass flowering crop surfaces in the 1 km radius landscape surrounding the sampled grassland. All metrics were extracted from our GIS database.

Appendix S2 Explanatory variables

Table S1 Correlations among all predictors included in the models (r).

	Flower hypervolume (log)	Flower mean width	Flower mean depth	Flower mean "landing zone"	Age	Productivity	% grassland	% wood	% mass flowering	Landscape age	Landscape conversion	Soil type	X	Y
<b>Flower hypervolume (log)</b>	1.000	-0.006	-0.374	0.535	0.495	-0.520	0.321	0.185	-0.224	0.124	-0.287	0.083	-0.037	-0.028
<b>Flower mean width</b>	-0.006	1.000	0.567	-0.007	0.209	0.180	0.258	-0.161	0.163	0.079	-0.047	0.034	0.132	0.225
<b>Flower mean depth</b>	-0.374	0.567	1.000	-0.160	-0.276	0.125	0.115	-0.275	0.152	-0.122	-0.146	0.145	0.072	0.279
<b>Flower mean "landing zone"</b>	0.535	-0.007	-0.160	1.000	0.400	-0.248	0.202	0.049	-0.260	0.056	-0.216	-0.020	-0.182	-0.087
<b>Age</b>	0.495	0.209	-0.276	0.400	1.000	-0.206	0.149	0.432	-0.132	0.171	-0.212	-0.078	-0.086	-0.370
<b>Productivity</b>	-0.520	0.180	0.125	-0.248	-0.206	1.000	-0.175	-0.039	0.074	-0.023	0.285	-0.119	0.099	-0.062
<b>% grassland</b>	0.321	0.258	0.115	0.202	0.149	-0.175	1.000	-0.106	-0.395	0.375	-0.480	0.166	0.162	0.044
<b>% wood</b>	0.185	-0.161	-0.275	0.049	0.432	-0.039	-0.106	1.000	-0.279	-0.076	-0.181	-0.256	-0.154	-0.549
<b>% mass flowering</b>	-0.224	0.163	0.152	-0.260	-0.132	0.074	-0.395	-0.279	1.000	-0.271	0.373	0.271	0.261	0.174
<b>Landscape age</b>	0.124	0.079	-0.122	0.056	0.171	-0.023	0.375	-0.076	-0.271	1.000	0.181	-0.201	0.067	0.151
<b>Landscape conversion</b>	-0.287	-0.047	-0.146	-0.216	-0.212	0.285	-0.480	-0.181	0.373	0.181	1.000	-0.083	0.241	0.103
<b>Soil type</b>	0.083	0.034	0.145	-0.020	-0.078	-0.119	0.166	-0.256	0.271	-0.201	-0.083	1.000	0.567	0.254
<b>X</b>	-0.037	0.132	0.072	-0.182	-0.086	0.099	0.162	-0.154	0.261	0.067	0.241	0.567	1.000	0.264
<b>Y</b>	-0.028	0.225	0.279	-0.087	-0.370	-0.062	0.044	-0.549	0.174	0.151	0.103	0.254	0.264	1.000

## Appendix S3 Trait correlations

Table S2 Correlations between plant flower traits and PCA axes (r). Bold coefficients are significantly associated with PCA axis. See main text for trait abbreviations.

Traits	PCA Axis 1	PCA Axis 2	PCA Axis 3
A	<b>0.764</b>	-0.576	-0.027
Cd	-0.050	<b>0.977</b>	0.058
DNA	-0.094	<b>0.942</b>	0.191
Nf	-0.652	-0.128	<b>0.699</b>
LZ	0.072	0.276	<b>0.932</b>
Na	<b>0.834</b>	-0.502	-0.032
Cw	<b>0.986</b>	-0.019	-0.036
Cwm	<b>0.972</b>	0.045	-0.076

Table S3 Correlations between wild bee traits and PCA axes (r). Bold coefficients are significantly associated with PCA axis. See main text for trait abbreviations.

Traits	PCA Axis 1	PCA Axis 2	PCA Axis 3
BS	<b>0.900</b>	0.242	-0.319
Bl	<b>0.936</b>	0.124	-0.088
Wg	<b>0.907</b>	0.245	-0.163
Hw	<b>0.941</b>	0.128	-0.091
Wg:BS	<b>0.873</b>	0.043	0.122
Hw:BS	0.035	-0.222	<b>0.707</b>
GL:BS	0.519	<b>0.797</b>	-0.217
Prl	<b>0.881</b>	0.214	0.185
Gl:BS	0.109	<b>0.970</b>	0.022
Prl:BS	-0.115	0.136	<b>0.877</b>



**Appendix S4 Model selections**

**Table S4 Model selection table. Colours correspond to different sets of predictor (grey, geographic variables; orange, local land use variables; pink, the functional structure of the flower community; light blue, landscape composition variables; dark blue, landscape history and stability; red,**

	Grassland age		Mean flower width	Mean flower depth	Flower FD	% mass flowering		Landscape conversion		Landscape age		Flower FD : landscape conversion	Flower FD : % mass flowering	X	Y	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> adjusted	df	AICc	delta AICc	weight
	X	X <sup>2</sup>				X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>	X	X <sup>2</sup>										
Wild bee FD (hypervolume, sd <sup>3</sup> )																0.636	2.148	15.000	-3.967	0.000	0.241
																0.634	2.138	15.000	-3.462	0.505	0.187
																0.610	2.060	14.000	-2.786	1.181	0.133
																0.610	2.059	14.000	-2.741	1.226	0.130
																0.647	2.184	16.000	-2.435	1.531	0.112
																0.647	2.182	16.000	-2.360	1.607	0.108
																0.625	2.110	15.000	-1.982	1.985	0.089

interactions). Best models are presented ranked according to AICc value. Unshaded cells represent variables that were not included in the model.

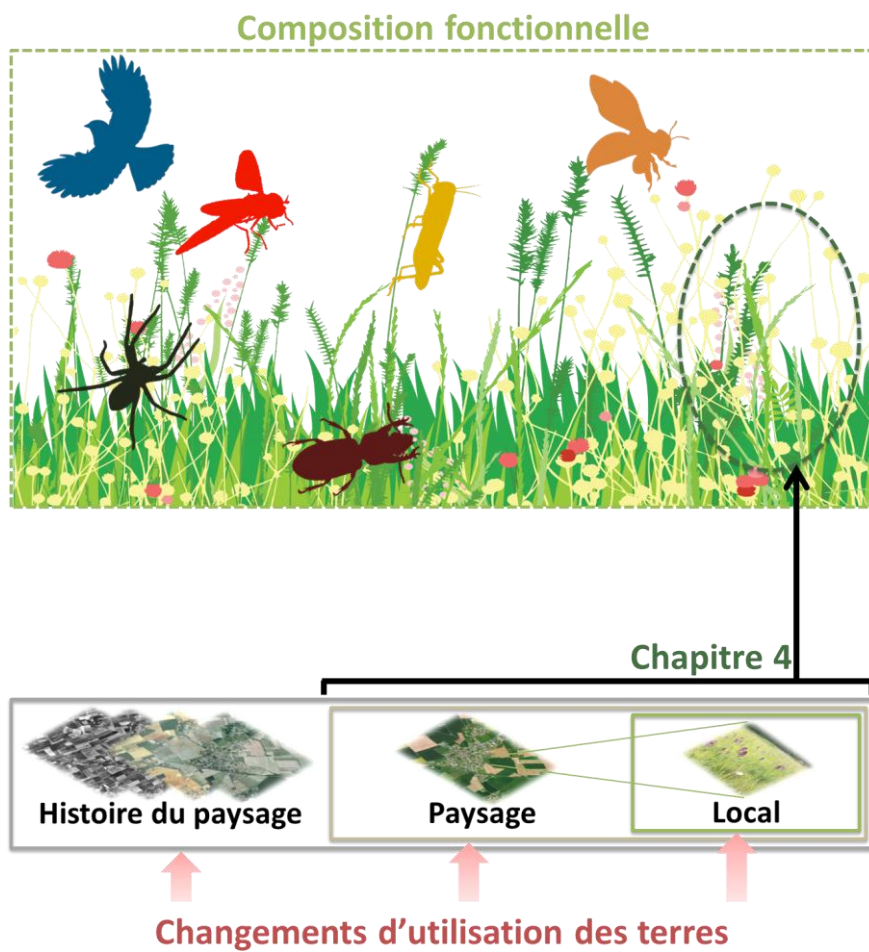
Table S5 Best models selected from the multiple regression.

Model adjusted R <sup>2</sup>	Wild bee FD (hypervolume, sd <sup>3</sup> )				
	0.636				
Model parameters	Estimate	Std error	Std error adjusted	z value	P
Grassland age	0.196	0.051	0.052	3.789	<b>&lt;0.001</b>
Grassland age <sup>2</sup>	-0.104	0.027	0.028	3.743	<b>&lt;0.001</b>
Mean flower width	-0.111	0.041	0.041	2.677	<b>0.007</b>
Mean flower depth	0.232	0.041	0.042	5.499	<b>&lt;0.001</b>
Flower FD	0.086	0.039	0.395	2.174	<b>0.030</b>
% mass flowering	-0.052	0.033	0.033	1.532	0.125
% mass flowering <sup>2</sup>	0.002	0.009	0.009	0.260	0.795
% grassland	0.098	0.037	0.038	2.582	<b>0.010</b>
Landscape conversion	-0.042	0.061	0.062	0.676	0.499
Landscape conversion <sup>2</sup>	-0.098	0.037	0.038	2.592	<b>0.010</b>
Landscape age <sup>2</sup>	-0.020	0.016	0.016	1.290	0.197
Flower FD : landscape conversion	-0.123	0.048	0.049	2.485	<b>0.013</b>
Flower FD : % mass flowering	-0.105	0.032	0.033	3.214	<b>0.001</b>
X	-0.033	0.040	0.040	0.827	0.408
Y	-0.033	0.041	0.042	0.796	0.426



# CHAPITRE 4

## Effet des mesures agro-environnementales sur la diversité fonctionnelle des communautés de plantes





## **Do Agro-Environmental Schemes improve grassland functional diversity in agricultural landscape?**

Nicolas Gross<sup>1,2,3,4\*</sup>, Gaëtane Le Provost<sup>1,2,3</sup>, Hélène Deraison<sup>1,2,3</sup>, Luca Börger<sup>5</sup>, Vincent Bretagnolle<sup>1,2,3</sup>, Bertrand Gauffre<sup>1,2,3</sup>, Mathieu Liaigre<sup>1,2,3</sup>, Marylin Roncoroni<sup>1,2,3</sup>, Alexandre Villiers<sup>1,2,3</sup>, Isabelle Badenhausser<sup>1,2,3</sup>

### **In preparation**

<sup>1</sup> INRA, USC 1339 (Station d'Ecologie de Chizé - La Rochelle - CNRS), F-79360, Villiers en Bois, France.

<sup>2</sup> Station d'Ecologie de Chizé- La Rochelle, UMR 7372 CNRS - Université de la Rochelle, F-79360, Villiers en Bois, France.

<sup>3</sup> LTER « Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, F-79360 Villiers-en-Bois, France

<sup>4</sup> Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Ciencias, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Spain

<sup>5</sup> Swansea University, Department of Biosciences, College of Science, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

**Key-words:** Agri-environmental scheme, grasslands, farmland, crop, agricultural landscape, functional diversity, plant functional traits, land use intensification, restoration

## 1. Introduction

Grasslands are of major conservation concern worldwide. Their rarefaction at the landscape scale due to arable conversion in many agricultural landscapes, in addition to the intensification of local management practices favoring species poor but productive grasslands, constitute a major threat to biodiversity (Newbold et al., 2015, 2016) and to the functioning of agricultural ecosystems (Chaplin-Kramer et al., 2011; Clough et al., 2014; Garibaldi et al., 2011). To mitigate the effect of land use intensification on biodiversity, agri-environmental schemes (AES) have been a key feature of environmental public policy (“EEA Annual report 2004 — European Environment Agency”; Kleijn et al., 2006). AES provide financial incentives to farmers in order to promote extensive management grasslands and the maintenance of grassland cover in intensive farming systems (Peach et al., 2001; Lemaire et al., 2011; Schomers and Matzdorf, 2013). Many studies have evaluated the effectiveness of AES on plant and animal species abundance and diversity and on the conservation of flagship species (see Garibaldi et al., 2011; Kleijn et al., 2006 for reviews). In contrast, the effect of AES and whether they can mitigate the effect of land use intensification on functional trait diversity (e.g. Laliberte et al., 2010) has been largely ignored.

Plant functional diversity (FD, i.e. the dispersion of functional trait values within community, Laliberté and Legendre, 2010) is a key component of grassland biodiversity with important implications at the community (Petchey and Gaston, 2002) and ecosystem levels (de Bello et al., 2010; Díaz et al., 2007; Valencia et al., 2015). For instance, high plant FD in grasslands has been shown to support complex trophic interactions and functionally diverse animal communities (Fontaine et al., 2005; Deraison et al., 2015; Bartomeus et al., 2016; Gravel et al., 2016) which are essential for key ecosystem services in farmland such as pollination, pest regulation, resistance to herbivores and productivity (Chaplin-Kramer et al., 2011; Garibaldi et al., 2013; Deraison et al., 2015). High plant FD provides a diverse set of resources and habitats for many organisms, limits nitrate leaching, improves soil fertility and soil multifunctionality (de Bello et al., 2010; Valencia et al., 2015; Funk et al., 2016). Understanding the ultimate determinant of FD within grasslands communities is of major importance to predict how ecological communities will respond to land use intensification, in order to manage and restore important ecosystem services in farmland (Wood et al., 2015) and to design effective AES (Ekroos et al., 2014).

---

Studies investigating the relationship between land use intensification and plant FD have generally focused on local management practices (e.g. grazing, fertilization and mowing, Díaz et al., 2007; see Lavorel et al., 2007 for a review, Laliberte et al., 2010; Pakeman, 2011). For instance, by increasing eutrophication rate and favoring fast growing and tall competitive species, local land use intensification has been shown to decrease plant FD in grasslands (Maire et al., 2012; Quétier et al., 2007). Yet, most previous studies have neglected spatial and temporal drivers of land use intensification as potential important determinant of local plant FD (but see Allan et al., 2014; Concepción et al., 2016). For instance, in highly intensive farming systems grasslands are regularly ploughed and re-sown with important implication on plant diversity (Bullock et al., 2001; Meiss et al., 2010). By allowing grassland colonization and local plant assembly, time after sowing might be a key factor promoting higher plant FD (Fukami et al., 2005). In addition, land use intensification operating at larger spatial scales (e.g. habitat fragmentation) can potentially alter local plant diversity by reducing the landscape species pool, limiting dispersal between communities or leading to important pollen limitation due to lack of pollinators (Hillebrand and Blenckner, 2002; Vandvik and Goldberg, 2006; Spasojevic et al., 2014; Clough et al., 2014).

Although AES have not been targeted to promote plant FD, some positive effects are expected via both local and landscape effects. AES which can be contracted at the grassland plot level include a variety of management types that can be classified along an extensification gradient according to delay cutting practices, reduction or ban of pesticides and fertilizers, specific grassland conservation measures and set-asides. Shifting of local practice from intensive to extensive management may increase plant FD by reducing competitive asymmetry between plants and competitive exclusion (Grime, 1977; Quétier et al., 2007; Laliberté and Tylianakis, 2012). For sown grasslands, AES can significantly increase the age of the grasslands allowing plant species to establish over time with potential beneficial effect on plant FD (Fukami et al., 2005). Finally, by preserving grassland cover at the landscape scale, AES may also improve local plant FD by facilitating connectivity and dispersal between communities (Mass Effect, *sensu* Leibold et al., 2004; Spasojevic et al., 2014) and by enhancing pollen resources and dispersal (Clough et al., 2014).

In this paper, we tested (i) the local and landscape effects of land use intensification on plant FD and (ii) the effectiveness of a broad set of AES in enhancing grassland plant FD. In an intensive farming area of 430 km<sup>2</sup> in western France, we used a large data set of 238



grasslands in which plant functional trait diversity has been quantified. Land-use has been monitored yearly in the study site at the field scale (n=11 000 fields approximately) since 1994. Since 2004, a large number of AES have been contracted which cover over 9000 hectares of the study area (Fig. 1). Our data set is representative of grassland diversity in the study area and 33% of the sampled grasslands benefit from AES, allowing us to test the following hypothesis:

1. Land use intensification negatively impacts grassland plant FD via (i) local grassland management practices (age); (ii) landscape simplification, i.e. the decrease of grassland cover at the landscape scale.
2. AES increases plant FD at the grassland scale (i) locally by favoring environmental friendly practices resulting in the decrease of grassland management intensity; (ii) and by restoring grassland cover at the landscape level.

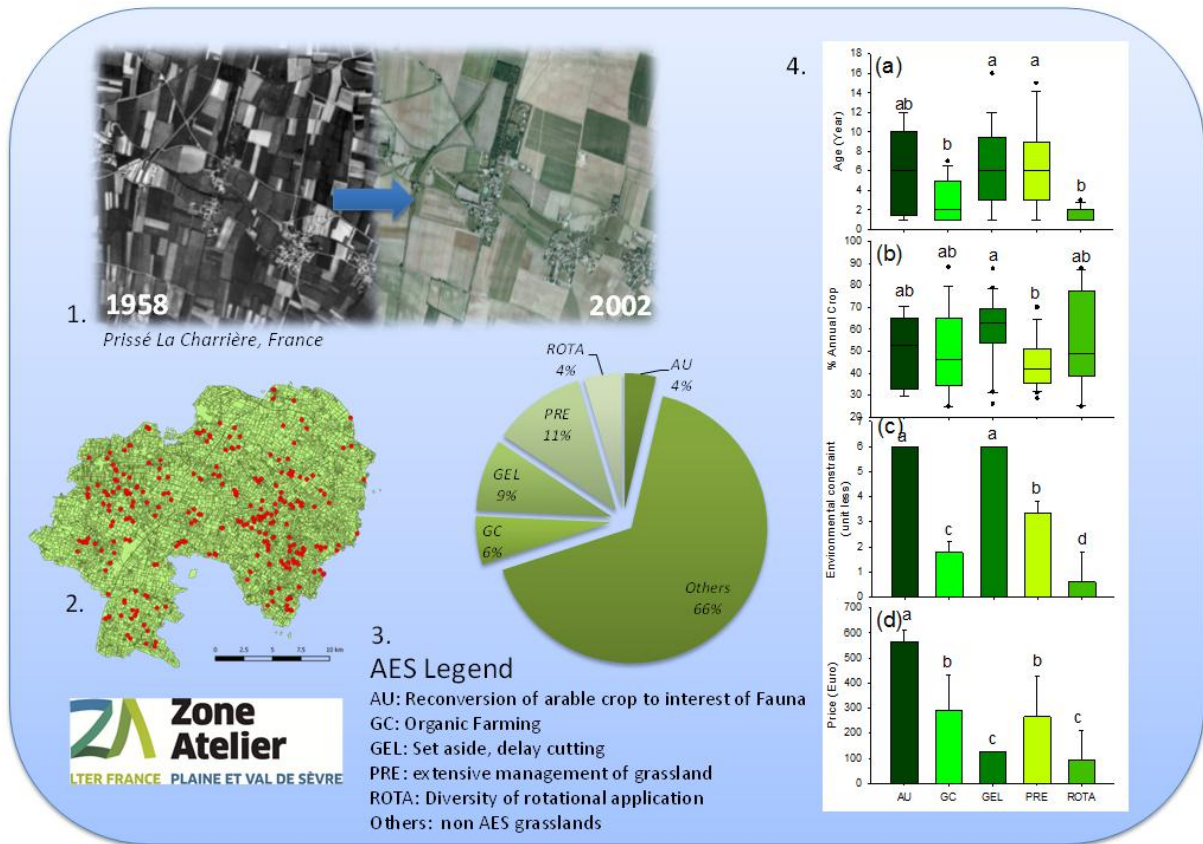


Figure 1. A schematic representation of AES in grasslands in the LTER Zone Atelier PVS. 1. Aerial photography illustrating land use change over a time period of 44 years in the study region; 2. Map of the LTER and location of the 238 grasslands sampled in 2011; 3. Proportion (%) of non-AES vs. AES grasslands in the sample; 4. Age (a), cover (%) of annual crops in a 1 km radius surrounding focal grasslands (b), AES extensification index ( $I_{AES}$ ) (see Fig S3) (c) and price (d) for each AES type. Letters represent posthoc analysis (tukey HDS). Different letters indicated significant difference between AES. Detailed AES legend: AU: Reconversion of annual crop to alfalfa, without any input and no cutting from May to September; GC: additional limitation of fertilizer inputs in organic farm; GEL: set-aside, without any input and no cutting from May to September; PRE: other AES with extensive management options such as limited fertilizer and pesticide inputs and limited or unlimited cuttings; ROTA: AES which don't target specifically grasslands but which increases crop rotational diversity at the plot level for example by sowing a grassland; Others: non-AES grasslands.

## 2. Methods

### 2.1 Study area

The study was conducted in the Long Term Ecological Research “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre” (LTER ZAPVS) in central western France (46°11N, 028°W). The area shows open landscapes, with little relief, and altitude varying between 60 and 160 meters. It is characterized by a temperate Atlantic oceanic climate (mean annual rainfall 950 mm). Soil type is dominated by a karst, with calcareous rocks (“brie”) providing shallow calcareous soils that have a rather low water retention and PH >7. The LTER site covered approximately 430 km<sup>2</sup> of an intensively managed agricultural plain, mostly dedicated to cereal crop production. Land cover has been monitored on a yearly basis since 1994 using a car running slowly between fields (n=11 000 fields approximately). Above 30 categories of land use (i.e. crop types) are recorded as well as all roads/tracks, forests, small forest fragments (0.1 ha), rivers and hedges. All information collected is mapped onto a GIS (ArcGis 9.3-ESRI Redlands, CA, USA).

Grasslands (all categories) covered approximately 12 % of the total area in the recent years with marked spatial variations across the landscape: % cover of grasslands ranged from 0 % in the most intensively cultivated part of the study area to 60 % in more extensive areas traditionally managed. Since 2004 a large number of AES of various types have been implemented in the study site by the CNRS research laboratory of Chizé (Bretagnolle et al., 2011), covering up to one third of the study area (Fig. 1). These AES aim to enhance biodiversity or water quality, through (i) biodiversity-friendly management practices in grasslands (e.g. delay cutting practices, ban of herbicides and fertilizers), (ii) reduced use of fertilizers and other chemical inputs in conventional farming systems and in organic farming systems; (iii) the conversion of arable land into sown grasslands.

### 2.2 Site selection, AES and botanical surveys

In 2011, we randomly selected 238 grasslands across the study area using the GIS database. Selected grasslands were artificial (alfalfa), temporary (sown with pure or mixed grasses such as *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea* mixed or not with *Trifolium repens* or *Medicago sativa*, age ≤5 yr), set-aside (i.e. post-cultural spontaneous

vegetation) or permanent grasslands (age >5 yr). From GIS database, we extracted whether focal grasslands were managed or not with AES. When grasslands were managed with AES, we extracted the type of AES and the time of its implementation. Among our 238 grassland data set, AES were contracted at the plot level for 76 grasslands and cover different types and combinations of measures (Fig. 1). The combination of the measures and their prices varied according to the year the AES was contracted. In order to quantify the level of environmental constraints/restrictions in AES grasslands, we calculated a quantitative index of land use extensification (AES extensification index,  $I_{AES}$ ) (adapted from Caro et al., 2016). It was calculated based on the amount of fertilizer inputs, on herbicide applications and on the number of cuttings associated with the different AES (Fig. S3). This index ranged from 1 (grasslands managed with the fewest environmental constraints) to 6 (grasslands managed with the most severe environmental constraints).

An extensive botanical survey was conducted in July 2011 on the 238 grasslands. In each grassland, we used 10 quadrats of 1m<sup>2</sup> located randomly within the local field to estimate plant diversity and abundance. In each quadrat the number of species was recorded and a percent cover relatively to the quadrat size was visually estimated for each plant species. Relative abundance per species was then calculated as the sum of species cover in the 10 quadrats divided by the total cover of all species. 239 plant species were recorded across all sampled grasslands. At the local scale, plant diversity was low with a mean diversity of  $5.89 \pm 4$  species per m<sup>2</sup>. In permanent grasslands, plant diversity peaked at 35 species per m<sup>2</sup> with an average of  $11.2 \pm 3$  species per m<sup>2</sup>.

### 2.3 Plant trait measurements

Using the botanical dataset, we selected 25 grasslands representative of grassland diversity in the study area and we measured the plant functional traits of the local plant communities from May 5<sup>th</sup> to 20<sup>th</sup> 2012. Selected traits included: (i) leaf traits related to the leaf economic spectrum (Wright et al., 2004), i.e. specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf nitrogen & carbon content (LNC, LCC), carbon:nitrogen ratio of the leaves (C:N); (ii) leaf morphological traits, i.e. leaf area (LA), length (LL) and thickness (LT); (iii) stature traits, i.e., plant vegetative height (H) and lateral spread (LS). Together, the selected traits reflect plant strategies for acquiring, using and conserving resources (Díaz et al., 2016). Traits were measured using standardised protocols (Cornelissen et al., 2003). Within each of the 25

grasslands, we selected plant species representing more than 90% of the total biomass. Trait measurements were carried out on 8 well developed individuals per species selected randomly within each field. In total, a mean-trait value was available for each trait on 84 plant species measured on a total of 1802 individuals.

### 2.4 Local and landscape data

*Local field scale data* –The soil type and depth were extracted from the regional geological map, and grassland age, defined as the number of years following grassland establishment (sowing time), was extracted from the GIS database.

Surveyed grasslands were classified into five distinct categories based on sown plant species and on grassland age: artificial (alfalfa), temporary grasslands sown with *L. perenne* or *Lolium multiflorum*; other temporary grasslands sown with other grass species (e.g. *D. glomerata*, *F. arundinacea*) mixed or not with grasses or with legumes, set-aside (i.e. post-cultural spontaneous vegetation) or permanent grasslands (age >5 yr). We also used the plant community-weighted mean trait values (CWMs) following the “trait gradient analysis” (Ackerly and Cornwell, 2007) to approximate local edaphic resources and disturbance regime. This approach has been successfully used by previous studies (e.g. Ackerly and Cornwell, 2007; Pfestorf et al., 2013; Clough et al., 2014) when detailed information on soil or management practices are lacking. CWMs reflect the abundance weighted mean trait value of a community (Violle et al., 2007) and therefore reflects the functional identity of dominant plant species. The reasoning of the approach is that change in CWMs can inform about changes in local land use practices. As an example, CWMs of leaf and plant stature traits have been shown to well reflect grassland response to edaphic variables such as nutrients availability, cutting frequency and grazing intensity (Gross et al., 2008; Laliberté and Tylianakis, 2012; Pfestorf et al., 2013). Using our trait database and plant abundances, CWMs were calculated in each grassland field for each trait using the FD package in (Laliberté and Legendre, 2010).

Different metrics were also calculated to quantify plant diversity in each grassland community (Laliberté and Legendre, 2010), i.e. species number per m<sup>2</sup>, functional richness (Fric) and functional dispersion (FDis). Functional richness reflects the volume of a multidimensional trait-space occupied by all plant species in a community. Fric integrate the species trait identity but not information on species abundance. FDis is the average

abundance-weighted functional distance between plant species and the community-weighted mean value. It is similar to a multidimensional variance of the trait distribution. FDis integrated both information of individual species traits and species relative abundance. Functional diversity indexes were computed using the FD package in R for each of the 238 plant communities. In all communities, available trait data encompassed above 80 % of the total plant cover, an abundance threshold recommended by Pakeman and Queded (2007) to well describe functional diversity within plant communities.

*Landscape variables* - To obtain a consistent landscape descriptor for analyses, we quantified the % cover of contrasted sets of landscape descriptors in a radius of 1 km<sup>2</sup> centred on focal grasslands. They included the % of different crop type (e.g., cereal, sunflower, oilseed rape) surfaces, % of total annual crops, % of grasslands (temporary, permanent and set-asides), % of alfalfa fields, % of AES grasslands, % of woods, and the cumulated hedgerow length.

We then ran a principal component analysis to evaluate co-variation between the landscape descriptors. We found that two main PCA axes (32% and 18% of the total variance) well summarized landscape variations across our dataset (Fig. S1). The first axis separated landscapes dominated by grasslands and hedgerow (i.e. representative of the traditional agricultural landscape in the study region the “Palisse”) from highly intensive agricultural landscapes dominated by annual crops. The second PCA axis correlated with the quantity of AES grasslands in the landscape and alfalfa. In further analyses, we will use % of annual crops and % AES grasslands in a 1 km<sup>2</sup> radius as landscape descriptors for land use intensification.

## 2.5 Statistical analyses

All statistical analyses were performed using the R environment (R Development Core team, 2012, version 3.1.1.) and the software JMP 11 (SAS Institute, Cary, NC, USA).

### *Functional variation across grasslands*

We performed a principal component analysis (PCA) on CWMs to reduce the dimension of the trait space and to isolate principal axes of functional variations along which grasslands are organized (Gross et al., 2008). We used a VARIMAX procedure to maximize correlations between PCA axes and CWMs. We then selected PCA axes with eigenvalue > 1 and used

grassland coordinates as CWMs. This procedure has the advantage to select independent variables for analyses and help to define important leading dimensions of functional variations between plant communities (Valencia et al., 2015). To test whether CWMs reflected different local land uses, we conducted a discriminant analysis which evaluates the probability to classify a grassland based of its CWMs values into its corresponding category (i.e. an artificial grassland sown with alfalfa, a temporary grassland sown with *L. perenne*, a temporary grassland sown with other grass species mixed or not with legumes, a set-aside (i.e. post-cultural spontaneous vegetation) or a permanent grassland (age >5 yr).

### *Species and functional diversity response to local and landscape gradients*

We tested the effect of local and landscape factors on species diversity and functional trait diversity using linear models with the package lme 4 in R (Bates et al., 2014). To do so, we tested three alternative models with an increasing level of complexity and compared them using the second-order Akaike information criterion (AICc). The first model (Model 1) included only local variables quantified at the field scale: the age of the grasslands, soil depth, AES (as categorical factor: with or without AES), and land use type (i.e. the 5 grassland types). Model 2 was similar to model one excepted that we replaced grassland type by its plant CWM values. Model 3 was similar to model 2 but also included landscape variables: the % of annual crop cover and of grasslands with AES in the 1 km radius. In all models, we considered a priori linear and quadratic effects of the continuous variables. We also considered all order-one interactions. Finally, we used a backward-forward stepwise regression procedure to select the best-fitting models that minimized AICc. Before analyses data were standardized using the Z-score to provide comparable parameter estimates. Model residuals were inspected for constant variance and normality.

We ran this model selection procedure for the entire data set (n = 238 grasslands) and for a subset of the data set where we only considered grasslands with AES (n = 76 AES grasslands). In the latter case, we aimed at identifying how multiple local AES measures impacted local plant FD. To do so, we replaced in the models the categorical factor AES versus non-AES by the quantitative AES extensification index  $I_{AES}$ .

*Direct and indirect effects of AES on grassland plant functional diversity*

Land use intensification operating at both local and landscape scale can have direct, indirect and interactive effect on local plant diversity. To model the complex effects of land use intensification and AES on plant FDis we conducted a confirmatory multilevel path analyses (Shipley, 2009). The confirmatory multilevel path analysis is based on directed acyclic graphs (i.e., a box-and-arrow causal diagram, see Fig. S4). The graphs are used to specify the direct and indirect hypothetical and independent relationships between the variables of the system. The validity of each path model is tested by deriving from each graph the set of independence claims. Using linear effect models, the probabilities  $p_i$  of each of the  $k$  independence claims are obtained, which are then combined into a C statistic:

$$C = -2 \sum_{i=1}^k \ln(p_i) \quad (1)$$

The resulting value is compared to a  $\chi^2$  distribution with  $2k$  degrees of freedom (Shipley, 2009). If the value of the C-statistic is lower than the specified significance level (here,  $\alpha = 0.05$ ) the path model (and the corresponding hypothesis) is rejected, as the data depart significantly from what was expected under the tested causal model.

Prior the confirmatory path analyses, preliminary linear effect models were performed to determine which linear and non-linear effects of landscape and local variables should *be a priori* included in the path analysis. Models were built based on *a priori* direct and indirect linkage depicted in Fig. S3. We used a backward-forward stepwise regression procedure to select the best-fitting models that minimized AICc for each tested variables. Based on this first step procedure, we then tested the independence claims using linear models with the function `lm` in the R package `lme4` (Bates et al., 2014) within the R language and software environment for statistical computing version 3.1.1. Model assumptions were tested by inspecting the residuals following Pinheiro and Bates (2000). Individual path coefficients leading to endogenous variables (i.e. the variables in the graphs with arrows leading to them) were fitted using REML and tested for significance using conditional t tests (Pinheiro and Bates, 2000). All variables were z-scored (mean-centred and divided by the standard deviation) and standardized path coefficients were obtained. Direct and indirect effects were computed using standardized path coefficients following Grace and Bollen (2005). A first confirmatory path analysis was performed using all data ( $n = 238$ ) and then using the subset of the 76 grasslands under AES. Using the final selected models and path analyses, we then



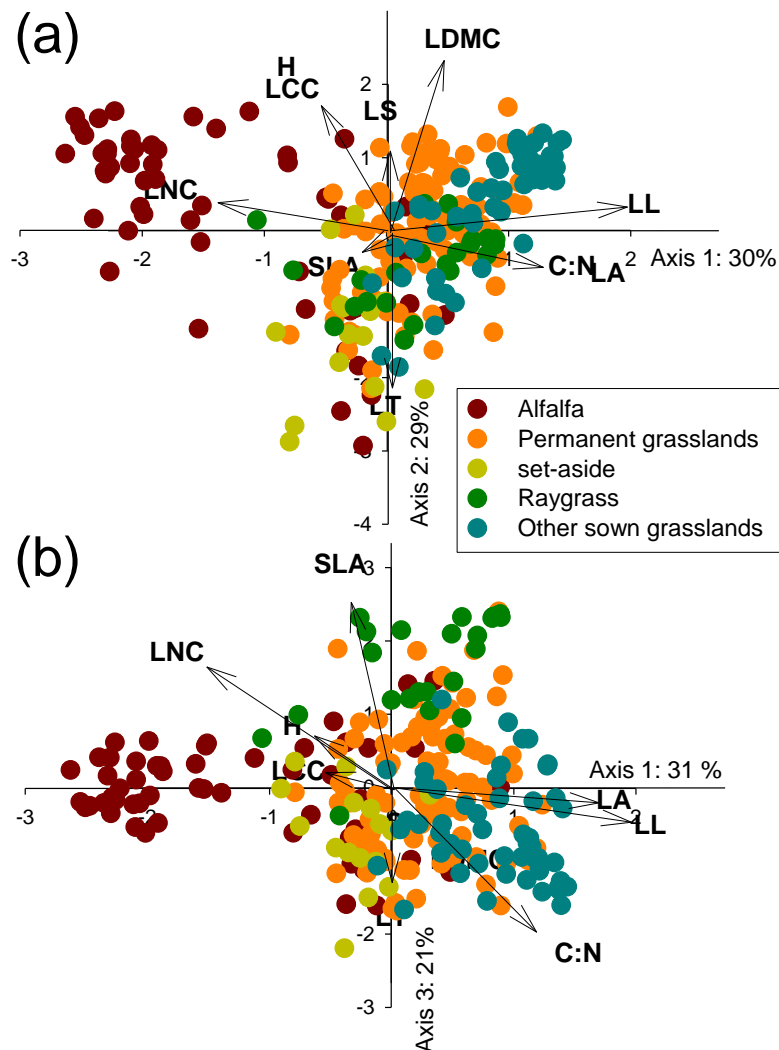
explored the direct and indirect effects of land use intensification and AES on plant FD using a sensitivity analysis of the model (Valencia et al., 2015).

### 3. Results

#### 3.1 Plant trait community-weighted means and land use type

We identified three main axes of plant functional specialization across the sampled grasslands which accounted for 80% of the explained variance (Fig. 2). The first axis (PCA axis 1) was positively correlated with community-leaf length (LL) and C:N ratio and negatively correlated with community-leaf nitrogen content (LNC). It separated grasslands dominated by sown legume species (i.e. alfalfa) from sown grasslands dominated by grass species such as *D. glomerata* and *F. arundinacea*. The second axis of specialization (PCA axis 2) was positively correlated to community-plant size (H) and leaf dry matters content (LDMC) and negatively correlated with leaf thickness (LT). It separated permanent grassland dominated by tall grass species (e.g. *Arrhenaterrum elatius*) from set-aside dominated by small and ruderal dicot species. Finally, the third axis (PCA Axis 3) was positively correlated with specific leaf area (SLA) and is associated with sown grasslands dominated by ray grasses (i.e. *L. perenne*, *Lolium multiflorum*).

Overall, the discriminant analysis we conducted suggests that community-weighted trait values (CWMs) well reflected the five different land use types across the sampled grasslands as we found that only 17,58 % of the selected grasslands were misclassified into land use categories based on their trait syndrome (see also Table S5 for models testing the effect of LU type on CWMs).



**Figure 2.** Co-variations between CWM across grasslands using a principal component analysis (PCA) explain 82 % of the total variance. Each dot represents one grassland field, see legend for the signification of the different colors. Panel (a) represent PCA axis 1 and 2, panel (b) PCA axis 1 and 3. See main text for trait legends.

### 3.2 Plant species and trait diversity responses to land use intensification and AES

The best selected models were Model 2 in explaining plant species richness and Model 3 for plant functional richness (FRic) and functional dispersion (FDis, Table S1). These results indicated that species richness was mostly driven by local scale factors (trait mean values of the dominant plant species in the local community) while FRic and FDis were also impacted by landscape predictors. All best selected models showed a relatively high predictive ability ( $r^2 = 0.63$  for species richness;  $r^2 = 0.53$  for FRic;  $r^2 = 0.81$  for FDis, Table S2).

We observed strong quadratic correlations between the community-weighted traits (CWMs) and species or trait diversity (Table S2; Fig. S4), suggesting that grassland plant diversity usually peaked at intermediate trait values. In detail, FRic was more impacted by CWM PCA axis 1 and decreased as CWM PCA axis 3 increased suggesting that FRic reached its lowest value in grasslands dominated by plant species with a high SLA (i.e. sown grasslands with Ray grass). FDis strongly decreased as CWM PCA axis 2 increased suggesting that communities dominated by tall species generally exhibit low FDis. The effect was strengthened by a significant interaction between CWM PCA axis 2 and PCA axis 3 (Table S2). It indicated that FDis was the lowest in tall and fast growing dominated plant communities.

Grassland age had a positive effect on plant species and trait diversity (Table S2; Fig. 3). Increasing soil depth generally increased plant species richness (Fig. 3a) and FDis (Table S2). Also, we observed a significant interaction between soil depth and grassland age for FDis indicating that the positive effect of age is mostly observed on deep soils for FDis. The percentage of annual crop cover in the surrounding landscape had a negative effect of FRic and FDis (Fig. 3a,b) indicating that plant functional trait diversity was the lowest in crop dominated landscape. Over all categories, AES in the target grasslands had no significant effect on plant species richness, FDis and FRic compared to grasslands without AES.

Finally, we observed a significant interacting effect of the percentage of grassland surfaces with AES at the landscape scale and soil depth on FDis (Fig. 3d). It means that the amount of AES can positively impact plant functional diversity within grassland communities but this effect was only observed on deep soils.

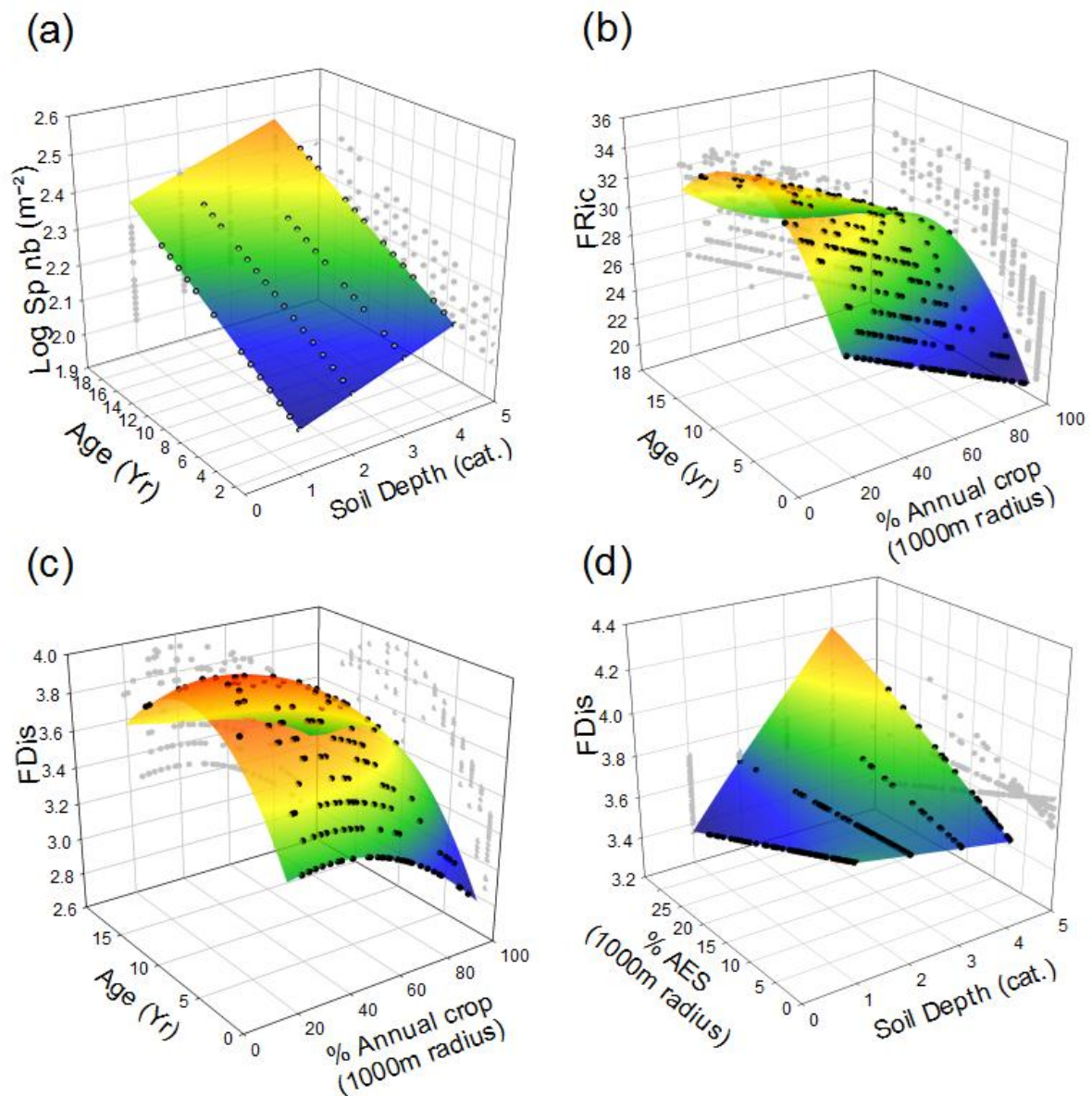


Figure 3. Predicted values (back dots) and response surface representing the effect of age, soil depth and landscape factors (% of annual crop, % AES grasslands) on species and functional diversity (Fric, FDis). Represented factors were included in the best fitting models (see Table S2 for model description). Colors represent change in diversity, blue color corresponds low values of diversity, red high values.

### 3.3 Indirect effects of land use intensification on plant functional diversity

Using a confirmatory path analyses (Fig. 4 and 5), we identified strong indirect effect of land use intensification acting at both the local and landscape scale on plant functional diversity (FDis).

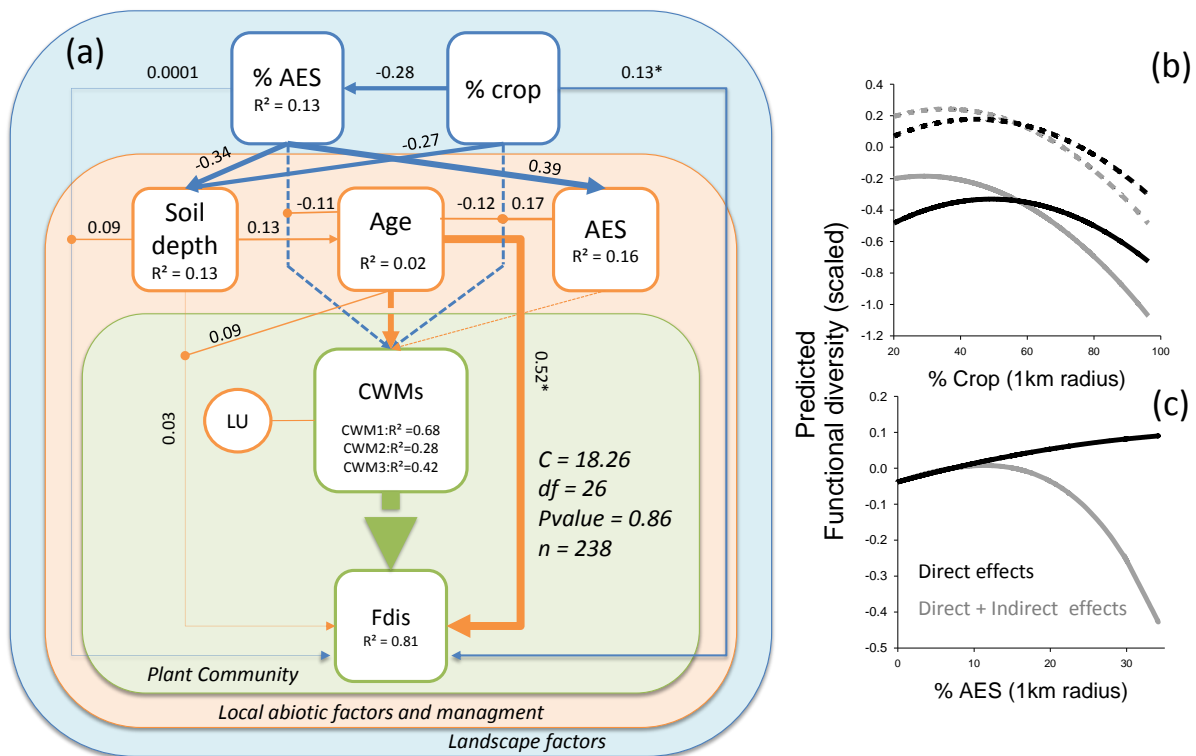
In a first analysis considering all grasslands together ( $n = 238$ , Fig. 4), we found that the spatial distribution of local factors (soil depth and grassland age) and land use type were not randomly distributed across landscapes described by the cover of annual crops and by the cover of AES grasslands. For instance, we found negative relationships between the cover of AES grasslands in the landscape, the cover of annual crops and soil depth. In addition, we found that grassland CWMs values correlated with landscape variables and local factors which likely had complex multivariate and indirect effects on plant functional diversity (FDis). Because it is difficult to understand how multiple interacting land use factors may impact functional trait diversity directly and indirectly, we conducted a sensitivity analysis of the path coefficient model (Fig. 4).

In a first scenario (Fig. 4b), we fixed the cover of AES grasslands at the landscape level and soil depth at their mean value, and evaluated the indirect effect of annual crop cover on FDis mediated by changes in plant CWMs values, grassland age and local AES (contracted or not in the focal grasslands). The model predicted a consistent negative effect of annual crop cover on plant functional FDis (Fig. 4b). However, this negative effect was strengthened when focal grasslands were managed under AES (black and grey line in Fig. 4b). In grassland dominated landscapes, local AES tended to have a positive effect on plant FDis while in crop dominated landscapes, local AES decreased FDis. In addition to its direct negative effect on plant functional diversity, annual crop cover had also a strong indirect negative effect on FDis, mediated by local AES and by changes in the functional identity of plant communities. This is explained firstly by the fact that grasslands located in landscapes mostly dedicated to annual crops were generally dominated by tall and competitive sown plant species which may had a deleterious effect on local plant trait diversity. Secondly, this effect increased when grasslands were managed with AES (see Table S2, positive effect of annual crop cover and significant interaction with AES and PCA axis 2). The age of the grassland generally increased plant FDis and tended to limit the negative indirect effect of annual crop cover (black and grey dash lines in Fig. 4b).

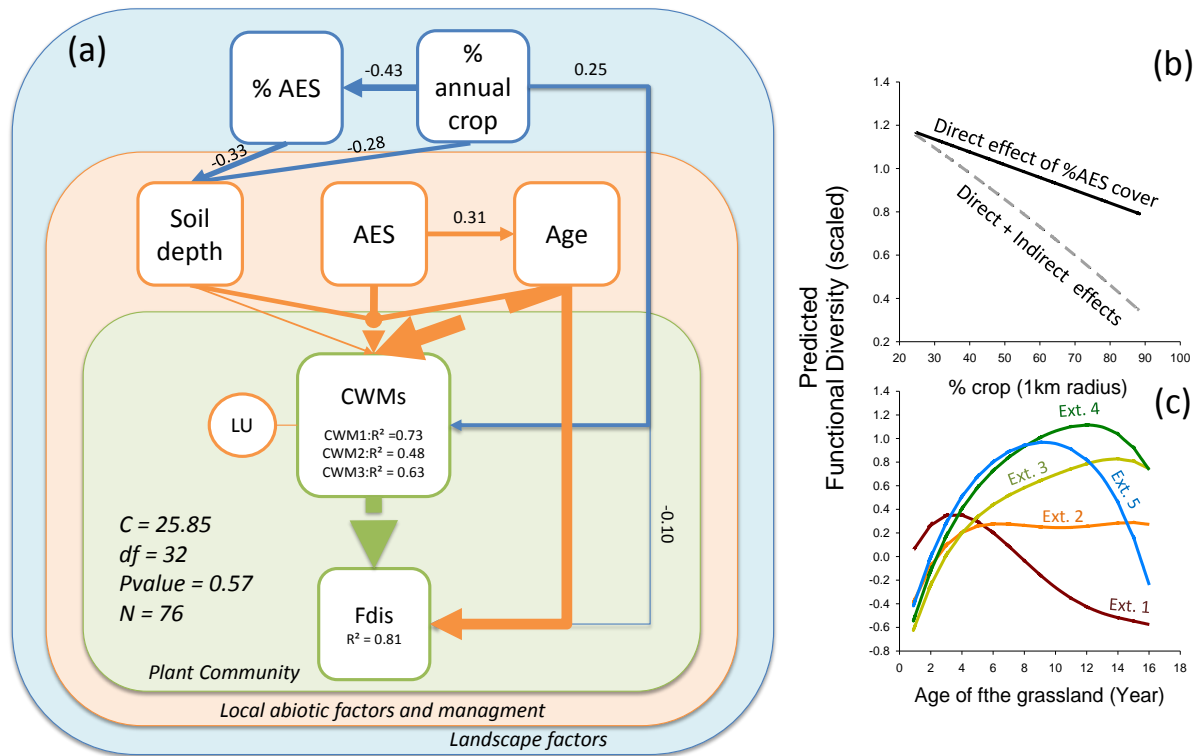
---

In a second scenario, we fixed the annual crop cover, local AES and age of the grassland at their mean value and investigated the effect of the cover of AES grasslands at the landscape scale and its indirect effect mediated by soil depth (Fig. 4c). The model predicted that cover of AES grasslands in the landscape had a slight positive effect on plant FDis (black line Fig. 4c). However when taking into account the negative relationship between soil depth and cover of AES grasslands, we observed that cover of AES grasslands had a strong negative effect on plant FDis (grey line in Fig. 4c) because AES grasslands were generally located on superficial soil characterized by poor plant richness and plant trait pools (Fig. 3).

In a second analysis considering AES grasslands only ( $n = 76$ , Fig. 5), we evaluated the effects of annual crop cover in the landscape, AES extensification index in the focal grasslands ( $I_{AES}$ ) (Fig. S3) and age of the focal grassland, on plant FDis using a sensitivity analysis of the path model (Fig. 5a). In a first modeling scenario, we fixed the cover of AES grasslands,  $I_{AES}$  in the focal grasslands, age of the grasslands and soil depth to their mean value, and model the direct and indirect effect of the cover of annual crops (Fig. 5b). The model predicted a decline in FDis in response to increasing annual crop cover (Black, Fig. 5b). Consistently with the analysis using all data (Fig. 4), we also found that annual crop cover had indirect negative effect on plant FDis because of its positive correlation with PCA axis 2 (Table S6) within AES grasslands. In a second modeling scenario, we investigated the interactive effects between the age of the grasslands and  $I_{AES}$  on plant FDis (Fig. S3) through their direct and indirect effects all other factors being fixed at their mean values (Fig. S5c). The age of the grasslands increased plant FDis in all cases and the positive effect of age on plant FDis increased with  $I_{AES}$ . However, in the most extensive AES grasslands, the model predicted a quadratic relationship between the age of the grasslands and plant FDis. It indicated that plant FDis tended to decrease in older grasslands. This effect was mediated by indirect change in CWM PCA axis 2 following an interactive effect of grassland age and  $I_{AES}$  (Table S6). In the most extensive AES, old grasslands tended to be dominated by tall competitive species, which may limit plant FDis within grasslands (Table S2).



**Figure 4** Direct and indirect effects of land use intensification and AES on plant functional diversity (Fdis, all data  $n = 238$ ). (a) Selected path models for functional dispersion. (i) Direct and indirect relationships between grassland plant community which reflected co-variations between community-weighted mean traits (CWM, see Fig. 2 for traits loading along PCA axes, green arrows) and Fdis; (ii) local abiotic (soil depth) and management factors (Age of the grassland), AES in the focal grassland, and land use type (LU, see Fig. 2 for grassland types, orange arrows); (iii) landscape variables (the percentage of annual crops and AES grassland covers in a landscape of 1-km radius, blue arrows). Solid line arrows are direct effects, dashed arrows are quadratic and multivariate effects (\* indicated quadratic relationships) (see Tables S5 for details models). Arrow width is proportional to the standardized path coefficients. (b) Predicted direct (black line) and indirect (grey line) effects of the % annual crop cover mediated by grasslands age (dash lines are old grasslands > 10 years, continuous lines are young grasslands <10 years) and AES in the focal grassland (solid line). (c) Predicted direct (black line) and indirect (grey line) effects of % AES grassland cover mediated by soil depth (see main text for details).



**Figure 5** Selected path models for functional dispersion (Fdis) within grasslands under AES (n = 76). (a) Direct and indirect relationships between grassland plant community which reflected co-variations between community-weighted mean traits (CWM, see Fig. 2 for traits loading along PCA axes, green arrows) and Fdis; (ii) local abiotic (soil depth) and management factors (Age of the grassland), presence of AES in the focal grassland, and land use type (LU, see Fig. 2 grassland types, orange arrows); (iii) landscape variables (the % of annual crop cover and AES grassland cover in a landscape of 1-km radius, blue arrows). Solid line arrows are direct effects, dashed arrows are quadratic and multivariate effects (see Tables S5 for details models). Arrow width is proportional to the standardized path coefficients (\* indicated quadratic relationships). (b) Predicted direct (black line) and indirect (grey line) effect of the % annual crop cover mediated CWMs. (c) Predicted direct (black line) and indirect (grey line) effects of grassland age mediated by AES extensification index (I<sub>AES</sub>) type (Fig. S3, see main text for details).



## 4. Discussion

How plant functional trait diversity (FD) responds to land use intensification has generated much attention in the past decade (see Lavorel et al., 2007; de Bello et al., 2010 for reviews). The vast majority of the studies had focused on natural and semi-natural gradients along local gradients of land use intensification. Our study is one of the first to investigate the interactive effect of land use intensification operating at local and landscape scales in an intensive agricultural landscape. Considering the importance of plant FD in supporting many ecological processes and services, understanding how multiple land use intensification drivers impact plant FD in grasslands may be a key challenge to design more sustainable agricultural landscapes.

### 4.1 Grassland functional trait diversity in an agricultural landscape

Consistently with previous studies conducted in semi-natural grasslands (Quétier et al., 2007; Pfestorf et al., 2013), community-weighted mean values of plant traits and their linear combinations through PCA analysis (CWMs) well reflected land use type observed within the 238 sampled grasslands (Fig. 2). Therefore, CWMs can be used as good proxies of the field-scale management practices (Gross et al., 2008; Laliberté and Tylianakis, 2012; Pfestorf et al., 2013), a prerequisite to our trait-gradient analysis (Ackerly and Cornwell, 2007; Clough et al., 2014; Figs. 4,5).

We identified three main axes of functional specialization across the sampled grasslands (Fig. 2). The first axis of the PCA was related to leaf shape and C:N ratio and segregated artificial grassland sown with pure legume species (alfalfa) from sown grasslands dominated by long leaves and low C:N ratio grass species (*D. glomerata*, *F. arundinacea*). The second axis was related to plant stature and biomechanical properties of the leaves (leaf dry matter content and leaf thickness, Deraison et al., 2015). It separated grasslands dominated by tall competitive species (Gross et al., 2007; Maire et al., 2009) from post-cultural grasslands and set asides vegetation (old-fields) dominated by ruderal species (mostly rosette-like dicot species) (Grime, 2006). Finally, the third axis was related to the leaf economic spectrum (Wright et al., 2004) and was positively correlated with specific leaf area. This axis is indicative of the sown grasslands dominated by fast growing cultivars of raygrass (e.g. *L. perenne* and *L. multiflorum*).

How land use intensification through plant domestication (e.g. Milla et al., 2015) and ecosystem artificialisation (Wood et al., 2015) shapes functional diversity in agroecosystem is an emerging question in basic and applied ecology. Our analyses of plant trait diversity conducted in an intensive agricultural landscape suggest that current land use intensification - favoring species poor or monospecific stands (Wood et al., 2015) - exacerbated observed functional differences between grasslands (Fig. 2). We observed along each axis of specialization that artificial and temporary sown grasslands occupy the extreme of each spectrum (Fig. 2). By selecting species with extreme trait values, agricultural intensification may have exacerbated observed beta diversity between grasslands in addition to have strongly decreased local field scale functional diversity (Fig. S4).

#### 4.2 Effect of land use intensification on plant functional trait diversity

Land use intensification operating at the local (age effect through the type of grassland, i.e. temporary grasslands) and landscape scales (% annual crop cover) strongly decreased plant species richness and functional diversity (Fig. 3, Table S2). We observed a consistent positive effect of grassland age on plant diversity suggesting that shifting from permanent grasslands to sown grasslands results in a dramatic reduction of plant diversity in agro-ecosystems.

Although the effect of ploughing on grassland plant diversity might be obvious, the contrasted responses we observed for the species richness and the functional diversity may inform us that shifting from permanent to sown grasslands may have also impacted grassland functional redundancy (Guerrero et al., 2014). While we observed a linear response of species richness to grassland age, functional diversity exhibited a quadratic response to age and a saturation effect 10 year after sowing (Fig. 3). This result indicated that plant functional diversity reached a plateau when grasslands turned 10 years while species richness continued to increase with grassland age (Fig. 3) and suggest that ten years were necessary to recover plant functional redundancy in grassland. Overall, increasing ploughing frequency of sown grasslands may strongly reduce the functional redundancy of the plant communities (see Laliberte et al., 2010 for similar evidence along fertilization and grazing/mowing gradient). This result means that plant meta-community dynamics and species recolonization after ploughing in the studied agricultural landscape need at least 10 years to recover initial functional redundancy.

We also observed a strong negative effect of landscape simplification (through an increase in the cover of annual crops) on plant diversity considering trait-based diversity indexes (Fric and FDis). There are few studies focusing on how landscape structure and composition influence plant functional diversity (e.g. Clough et al., 2014; Henckel et al., 2015; Spasojevic et al., 2014; Vandvik and Goldberg, 2006). Studies on plant trait diversity in more pristine terrestrial systems (e.g. Spasojevic *et al.* 2014) have generally found weak effect of landscape factors on local plant diversity (but see Henckel et al., 2015 for weed species diversity in the same landscape). In intensive farmland system, landscape simplification may decrease local plant diversity by limiting seed dispersal between grassland patches (Foster, 2001) and may lead to pollen limitations (Clough et al., 2014). Our study clearly indicated that metacommunity dynamics and mass effects (*sensu* Leibold et al., 2004) were central mechanisms favoring functionally rich plant communities in disturbed landscape.

Interestingly, the effect of landscape simplification on grassland plant diversity was not selected in models considering species richness as response variable. This result suggests that plant functional diversity metrics - particularly when they are weighted by abundance (Fdis) - can capture subtle changes in local plant diversity related to changes in species functional identity and in relative abundance (see also Clough et al., 2014). Functional diversity metrics could be used as an efficient tool to detect early land use intensification effects on plant community and develop timely and effective conservation strategies before local plant species go to extinction.

### 4.3 Effects of AES on plant functional diversity

Our results indicated that AES can have a positive effect on the local plant functional diversity (Figs. 4, 5; Table S2) at both local and landscape scales (e.g. Bengtsson et al., 2005; Garibaldi et al., 2011; Kleijn et al., 2006 for a review). However, as revealed by the path analyses which allow distinguishing between direct and indirect effects, the positive effects of AES largely depend on the local land use type and on landscape context which can reduce, sometimes reverse, their impact on plant functional diversity. These results are consistent with previous findings and meta-analyses suggesting that AES effect on various organisms is largely contingent to the local implementations of management measures (Kleijn et al., 2006 for a meta-analysis), the AES type (Caro et al., 2015) and the landscape context (Concepción et al., 2008; Concepción et al., 2012). By investigating complex direct and indirect effects of

---

land use intensification and AES on plant functional diversity in grasslands, our study may help to understand which mechanisms explain the context-dependency of AES effectiveness on biodiversity.

We found that the effect of AES on plant functional diversity was landscape-dependent: we observed a positive effect of AES at the plot level in complex landscapes and a negative effect in simplified crop-dominated landscapes (Fig. 4b). This result was only detected in our analysis by taking into account complex direct and indirect pathway by which land use intensification may alter plant functional diversity (Fig. 4). Land use intensification have been already shown to decrease the benefit of implementing AES in simplified landscape (Concepción et al., 2008; Concepción et al., 2012) because land use intensification can reduce the species pool at the landscape level and thus limit local benefices of environmentally-friendly local practices. Our results suggest the existence of a complementary mechanism by which landscape context may modify the local AES effect on biodiversity. Contrary to Conception et al. 2012, we did not found an interactive effect of local AES and the cover (%) of annual crops (Fig. 4; 5) when considering the CWMs values of the grassland plant communities (Fig. 4). Rather, we observed an indirect effect of landscape which was operating via a change in local CWMs values. This result suggests a shift in local agricultural practices in grasslands as crop cover in the landscape increased which favored a change in the functional identity of dominant plant species (Table S5). In crop-dominated landscape, grasslands tend to be dominated by tall competitive species from which a negative impact on local plant diversity has been reported in many studies (Schamp et al., 2008; Gross et al., 2009) and ours (Table S5).

This result is further supported by the observed negative effect of AES extensification ( $I_{AES}$ ) on plant FD within AES grasslands (Fig. 5c). Although AES extensification had a beneficial effect as grassland age increased (Fig. 5c), we also observed a strong negative effect on plant FD in the oldest and the most extensive grasslands under AES (no fertilization and delayed cutting,  $I_{AES}=6$  in Fig. 5c). These grasslands corresponded to old-field/post cultural grasslands and set asides of fauna interest (GEL, Fig. 1). These grasslands were significantly more abundant in crop-dominated landscape (Fig. 1-4b) and were characterized by the absence of any management practices that could favor species poor grasslands dominated by tall competitive species (Table S5). Cessation of management practices in many European semi-natural grasslands have been shown to strongly reduce plant functional

diversity in montane area and elsewhere (Quétier et al. 2006; Lavorel et al. 2007 for a review). Our study suggests that such dynamic can also occur in highly intensive agricultural landscape where farmers, mostly involved into crop production, may have little interest to maintain traditional land use practices (extensive mowing and grazing) which have historically benefited to plant diversity in European grasslands.

Finally, our study also suggests that increased grassland AES cover at the landscape scale could benefit to local plant diversity (Fig. 3). This results further supports our previous results that plant diversity in highly disturbed landscape could benefit from metacommunity dynamics and mass effects (Leibold et al., 2004). Therefore, AES represent in interesting way to restore plant metacommunities in disturbed landscape and plant functional diversity at the scale of the whole landscape. However, we also found that the effect of grassland AES cover was mediated by the soil type (Fig. 3d). In our study region, the positive landscape effect of AES may have been only partial because the majority of AES has been implemented in superficial soil characterized by a low plant species pool (Fig. 1A). Our study supported previous finding suggesting that species pool related to soil characteristic is a key driver of plant functional diversity (Laliberté et al., 2014) and that the success of AES largely related on the consideration of the local species pool (Concepción et al., 2008; Concepción et al., 2012).

### 4.4 Conclusions

Our study illustrated how land use intensification can impact grassland plant community via both local and landscape pathways. Our results clearly highlight that landscape simplification represent an important threat to the maintenance of functionally diverse grasslands in agricultural landscape and that considering metacommunity dynamics of plant species represent an important step forward in our understanding of how plant community assembled in disturbed landscape. Importantly, our study highlights that AES constitute an efficient tool to mitigate the impact on land use change on grassland functional diversity if thoroughly implemented. Therefore, our result may be used to design future AES and trait-based restoration strategies (Laughlin, 2014) for maintaining diverse grasslands promoting functional agricultural landscape.

---

## Acknowledgments

We thank N. Guillon, E. Tedesco and the technical services of the Chizé Centre for Biological Studies for field assistance. The study was partly supported by the FarmLand research program, an ERA-Net BiodivERsA project funded by the French National Research Agency (ANR-11-EBID-0004) and the ECODEAL research program, funded through the 2013-2014 BiodivERsA/FACCE-JPI joint call for research proposals, with the national funders ANR, BMBF, FORMAS, FWF, MINECO, NOW and PT-DLR. Gaëtane Le Provost was supported by a region Poitou-Charentes - department Deux-Sèvres PhD grant. N.G. has received the support of the EU in the framework of the Marie-Curie FP7 COFUND People Program, through the award of an AgreenSkills + fellowship (under grant agreement n° 609398).

## 5. References

- Ackerly, D.D., Cornwell, W.K., 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecol. Lett.* **10**, 135–145.
- Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C.F., Prati, D., Gossner, M.M., Tschardtke, T., Blüthgen, N., Bellach, M., Birkhofer, K., Boch, S., others, 2014. Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **111**, 308–313.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A., Bernard-Verdier, M., 2016. A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Funct. Ecol.*
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., others, 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R Package Version 1.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., WEIBULL, A.-C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* **42**, 261–269.
- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P., Badenhauer, I., 2011. Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis* **153**, 4–13.
- Bullock, J.M., Pywell, R.F., Burke, M.J., Walker, K.J., 2001. Restoration of biodiversity enhances agricultural production. *Ecol. Lett.* **4**, 185–189.
- Caro, G., Marrec, R., Gauffre, B., Roncoroni, M., Augiron, S., Bretagnolle, V., 2016. Multi-scale effects of agri-environment schemes on carabid beetles in intensive farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* **229**, 48–56.

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J., Kremen, C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecol. Lett.* **14**, 922–932.

Clough, Y., Ekroos, J., Báldi, A., Batáry, P., Bommarco, R., Gross, N., Holzschuh, A., Hopfenmüller, S., Knop, E., Kuussaari, M., others, 2014. Density of insect-pollinated grassland plants decreases with increasing surrounding land-use intensity. *Ecol. Lett.* **17**, 1168–1177.

Concepción, E.D., Díaz, M., Baquero, R.A., 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landsc. Ecol.* **23**, 135–148.

Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batary, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., others, 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *J. Appl. Ecol.* **49**, 695–705.

Concepción, E.D., Götzenberger, L., Nobis, M.P., Bello, F., Obrist, M.K., Moretti, M., 2016. Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography*.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., others, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **51**, 335–380.

de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., others, 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers. Conserv.* **19**, 2873–2893.

Deraison, H., Badenhausser, I., Loeuille, N., Scherber, C., Gross, N., 2015. Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecol. Lett.* **18**, 1346–1355.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I.C., others, 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**, 167–171.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 20684–20689.

EEA Annual report 2004 — European Environment Agency [WWW Document], n.d. URL [http://www.eea.europa.eu/publications/report\\_2004\\_0622\\_154840](http://www.eea.europa.eu/publications/report_2004_0622_154840) (accessed 11.25.16).

Ekroos, J., Olsson, O., Rundlöf, M., Wätzold, F., Smith, H.G., 2014. Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biol. Conserv.* **172**, 65–71.

Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M., 2005. Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biol.* **4**, e1.

- Foster, B.L., 2001. Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecol. Lett.* **4**, 530–535.
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R., Putten, W.H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* **8**, 1283–1290.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J., 2016. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.*
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhoefter, J.H., Greenleaf, S.S., others, 2011. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol. Lett.* **14**, 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., others, 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *science* **339**, 1608–1611.
- Grace, J.B., Bollen, K.A., 2005. Interpreting the results from multiple regression and structural equation models.
- Gravel, D., Albouy, C., Thuiller, W., 2016. The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil Trans R Soc B* **371**, 20150268.
- Grime, J.P., 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 1169–1194.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N., Lavorel, S., 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Funct. Ecol.* **23**, 1167–1178.
- Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Bagousse-Pinguet, L., Guillemin, R., others, 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytol.* **180**, 652–662.
- Gross, N., Suding, K.N., Lavorel, S., 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *J. Veg. Sci.* **18**, 289–300.
- Guerrero, I., Carmona, C.P., Morales, M.B., Oñate, J.J., Peco, B., 2014. Non-linear responses of functional diversity and redundancy to agricultural intensification at the field scale in Mediterranean arable plant communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* **195**, 36–43.
- Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S., Bretagnolle, V., 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes, in: *Proc. R. Soc. B. The Royal Society*, p. 20150002.



- Hillebrand, H., Blenckner, T., 2002. Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia* **132**, 479–491.
- Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J. de, Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., others, 2006. Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecol. Lett.* **9**, 243–254.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**, 299–305.
- Laliberté, E., Tylianakis, J.M., 2012. Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology* **93**, 145–155.
- Laliberte, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., others, 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* **13**, 76–86.
- Laliberté, E., Zemunik, G., Turner, B.L., 2014. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science* **345**, 1602–1605.
- Laughlin, D.C., 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecol. Lett.* **17**, 771–784.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J.G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., Urcelay, C., 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?, in: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, pp. 149–164.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., others, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* **7**, 601–613.
- Lemaire, G., Hodgson, J., Chabbi, A., 2011. *Grassland productivity and ecosystem services*. CABI.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., Soussana, J.-F., Louault, F., 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol.* **196**, 497–509.
- Maire, V., Gross, N., da Silveira Pontes, L., Picon-Cochard, C., Soussana, J.-F., 2009. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species. *Funct. Ecol.* **23**, 668–679.
- Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., Munier-Jolain, N., 2010. Contrasting weed species composition in perennial alfalfas and six annual crops: implications for integrated weed management. *Agron. Sustain. Dev.* **30**, 657–666.
- Milla, R., Osborne, C.P., Turcotte, M.M., Violle, C., 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends Ecol. Evol.* **30**, 463–469.

- 
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I., Phillips, H.R., others, 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* **353**, 288–291.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., others, 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* **520**, 45–50.
- Pakeman, R.J., 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.* **99**, 1143–1151.
- Pakeman, R.J., Quested, H.M., 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* **10**, 91–96.
- Peach, W.J., Lovett, L.J., Wotton, S.R., Jeffs, C., 2001. Countryside stewardship delivers ciril buntings (*Emberiza cirilus*) in Devon, UK. *Biol. Conserv.* **101**, 361–373.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* **5**, 402–411.
- Pfestorf, H., Weis, L., Müller, J., Boch, S., Socher, S.A., Prati, D., Schöning, I., Weisser, W., Fischer, M., Jeltsch, F., 2013. Community mean traits as additional indicators to monitor effects of land-use intensity on grassland plant diversity. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **15**, 1–11.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mix.-Eff. Models -Plus* 3–56.
- Quétier, F., Thébault, A., Lavorel, S., 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecol. Monogr.* **77**, 33–52.
- Schamp, B.S., Chau, J., Aarssen, L.W., 2008. Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *J. Ecol.* **96**, 204–212.
- Schomers, S., Matzdorf, B., 2013. Payments for ecosystem services: A review and comparison of developing and industrialized countries. *Ecosyst. Serv.* **6**, 16–30.
- Shipley, B., 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* **90**, 363–368.
- Spasojevic, M.J., Copeland, S., Suding, K.N., 2014. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography* **37**, 939–949.
- Valencia, E., Maestre, F.T., Bagousse-Pinguet, L., Quero, J.L., Tamme, R., Börger, L., García-Gómez, M., Gross, N., others, 2015. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytol.* **206**, 660–671.

Vandvik, V., Goldberg, D.E., 2006. Sources of diversity in a grassland metacommunity: quantifying the contribution of dispersal to species richness. *Am. Nat.* **168**, 157–167.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882–892.

Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* **30**, 531–539.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H., Diemer, M., others, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821–827.

## 6. Supporting information

### Appendix S1

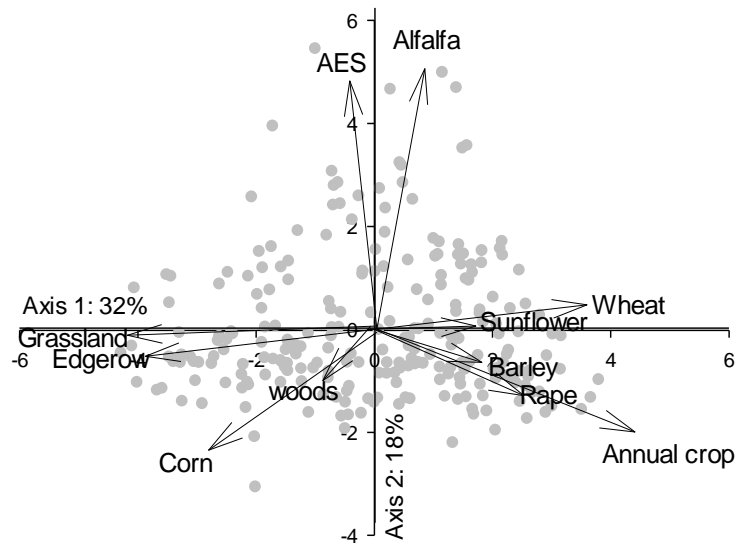


Figure S1. Landscape factors quantified as the % cover of each landscape element in a 1 km<sup>2</sup> radius around each of the 238 grasslands in a principal component analysis (PCA). We represented the first two axis of the PCA representing 50 % of the total variance. Each dot represented the localization of one grassland field along the landscape gradients. PCA axis 1 (32% of the total variance) discriminated landscapes dominated by annual crops such as wheat from traditional landscapes dominated by a mix of grasslands and hedgerow (“le bocage”). PCA axis 2 (18 % of the variance) correlated with the cover (%) of grasslands submitted to AES and with alfalfa cover (%).

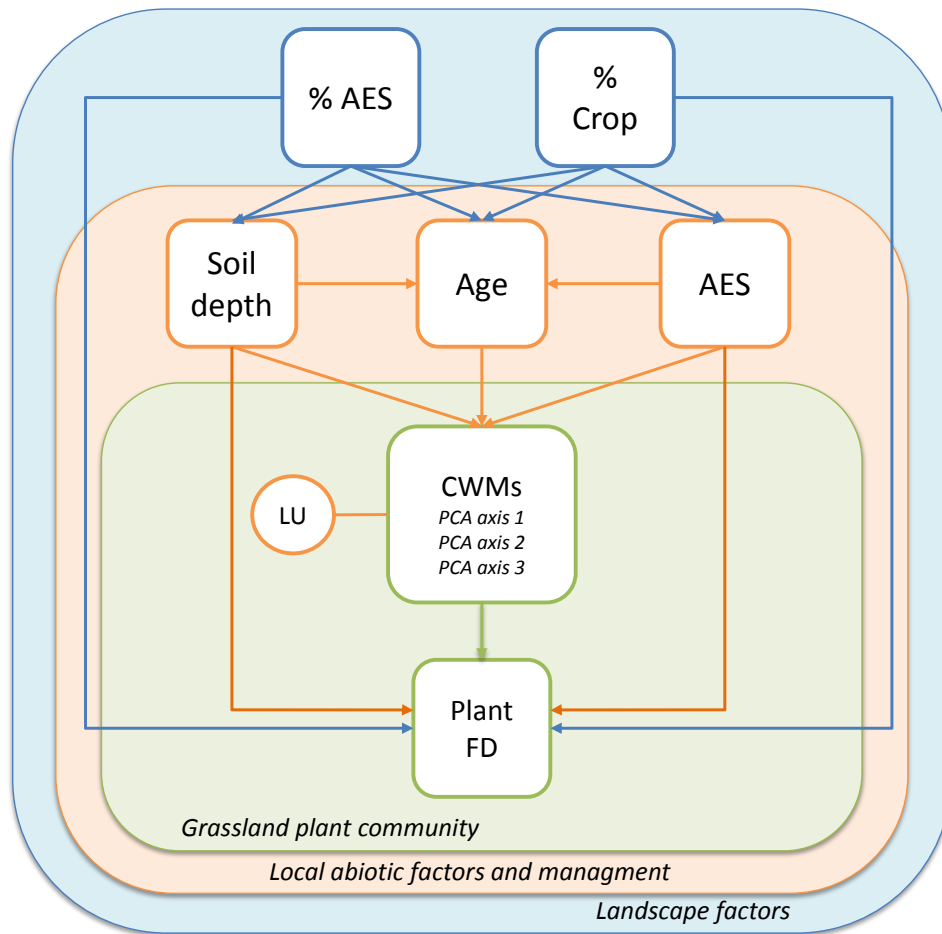


Figure S2. Acyclic graphical representation of the hypothetical links between landscape and local factors influencing plant functional diversity (FD) in grassland communities. We grouped FD predictors in three categories: (i) grassland plant community which reflected co-variations between community-weighted mean traits (CWM, see Fig. 2 for traits loading along PCA axes) and FD; (ii) local abiotic (soil depth) and management factors (Age of the grassland), AES in the focal grasslands, and land use type (LU, see Fig. 2 for grassland types); (iii) landscape variables (the percentage of crop and AES grassland cover in a landscape of 1-km radius). Arrows indicated all potential direct and indirect linkages. LU was considered as a latent variable (circle) for CWMs and thus was not included in the calculation of the C statistic.

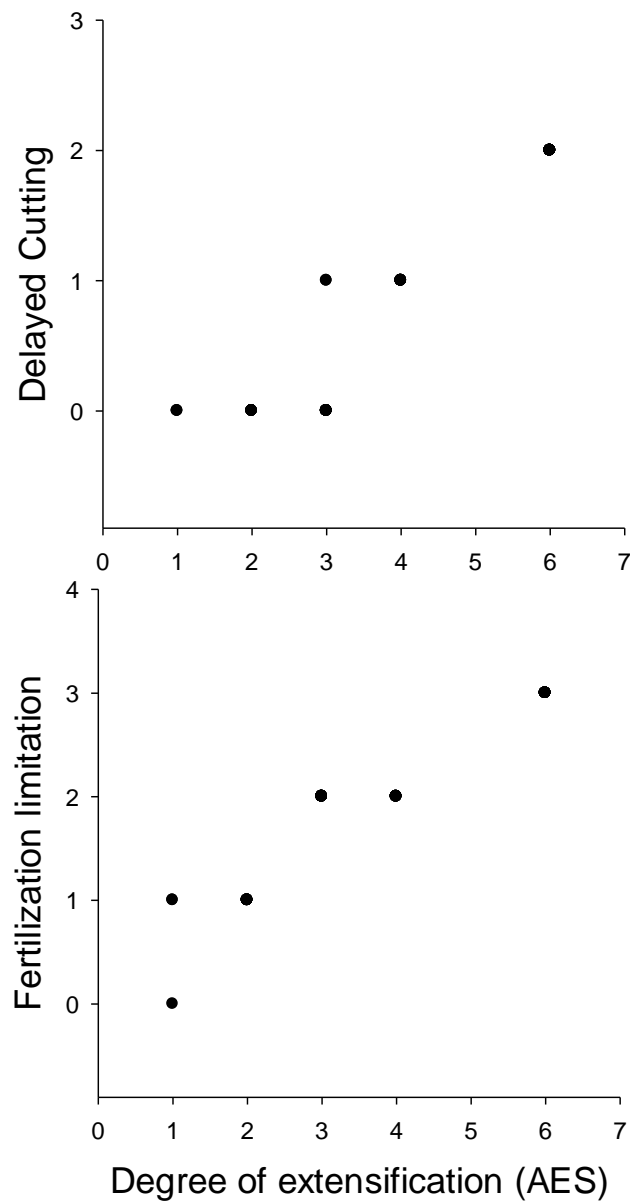


Figure S3. AES extensification index  $I_{AES}$  and relationship between cutting and fertilization limitations in grassland under AES. The index is calculated as the sum of the level of constraints imposed by AES on herbicide utilization (allowed, 0, vs. not allowed, 1), cutting frequency (no constraint on mowing, 0; 2 cuts per year allowed, 1; one cut per year allowed, 2) and fertilization (no limitation, 0 constraint; 120 U of Nitrogen per hectare, 1; 60 U of Nitrogen per hectares, 2; no fertilization; 3).

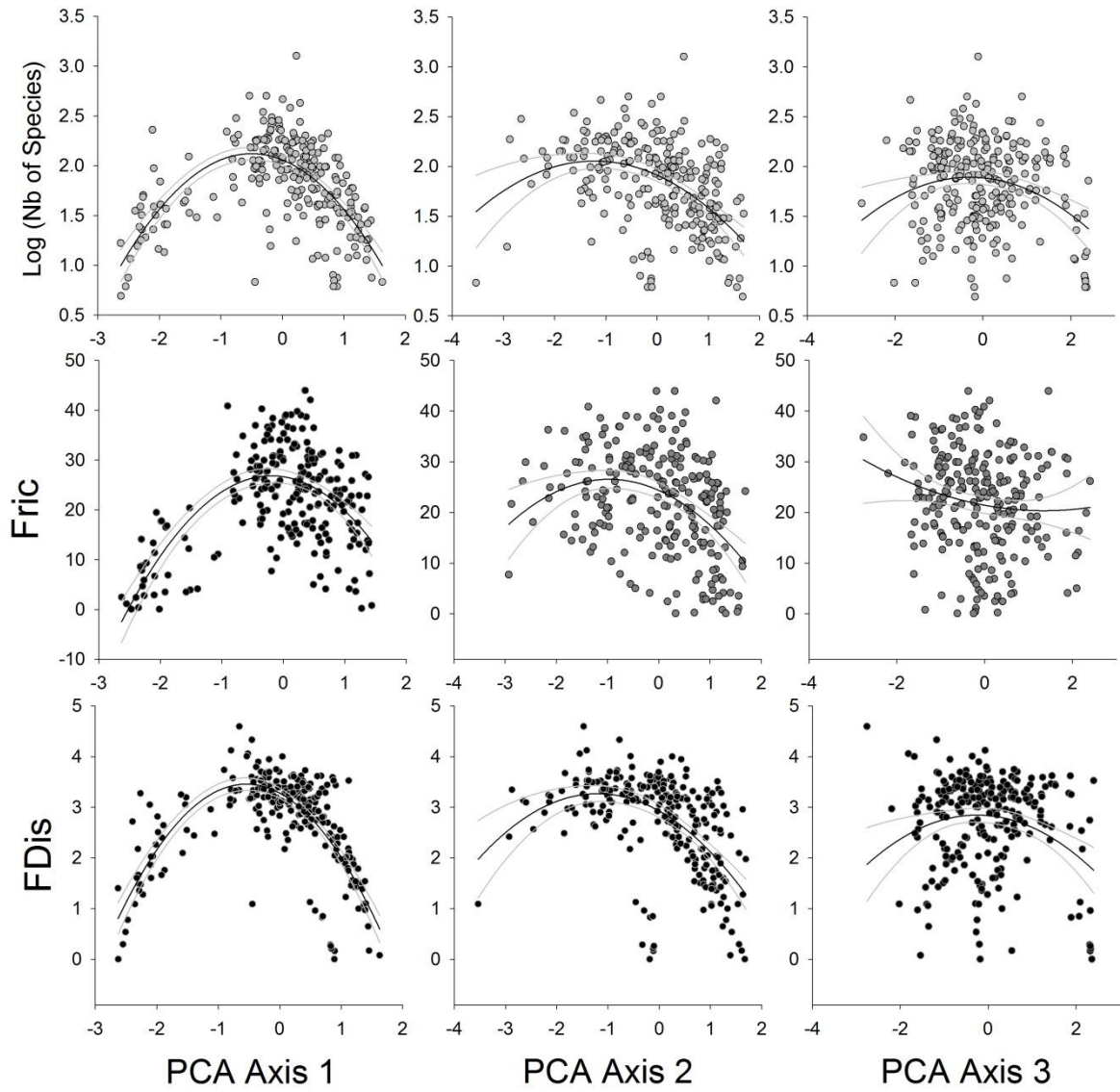


Figure S4. Relationships between community weighted mean values (CWM axes) (see Fig. 2) and species and functional trait diversity (Fric and FDis).

Table S1. Akaike Information Criterion (AICc and  $\Delta$ AICc) of the best selected models for Species Richness, Functional Richness (Fric) and Functional Dispersion (Fdis). Model 1 included only local variables quantified at the field scale: the age of the grasslands, soil depth, AES (as categorical factor: non-AES or AES), and land use type (i.e. the 5 grassland types). Model 2 was similar to model one excepted that we replaced land use type by the plant CWM values of each grassland. Model 3 was similar to model 2 but also included landscape variables: the % of annual crop cover and of AES grasslands in the 1km radius.

Models	Species Richness		Functional Richness		Functional Dispersion	
	AICc	$\Delta$ AICc	AICc	$\Delta$ AICc	AICc	$\Delta$ AICc
Model 1	564	139	598	76	557	279
Model 2	425	0	532	10	288	10
Model 3	425	0	522	0	278	0



Table S2. Best selected model for Species Richness (Model 2), Functional Richness (Fric) (Model 3) and Functional Dispersion (Fdis) (Model 3). We details model parameters (estimates), degree of freedom, Fratio, Pvalue and relative effect size (% r<sup>2</sup>). See Table S1 for AICc comparison and model selection for each response variable. Abbreviations: CWM, community weighted mean traits value for each PCA axis, (Fig. 2); % AES, percentage of grassland AES cover in the landscape.

Log number of species per m <sup>2</sup>					Fric					Fdis				
Model r <sup>2</sup> = 0.63					Model r <sup>2</sup> = 0.53					Model r <sup>2</sup> = 0.81				
	df	Est.	Fratio	Pvalue		df	Est.	Fratio	Pvalue		df	Est.	Fratio	Pvalue
Soil Depth	1	0.11 ± 0.04	8.09	0.0049	Age	1	0.34 ± 0.07	22.7714	<.0001	Soil Depth	1	0.03 ± 0.03	1.02	0.3135
Age	1	0.16 ± 0.04	15.83	<.0001	Age <sup>2</sup>	1	-0.11 ± 0.04	5.9313	0.0156	Age	1	0.31 ± 0.04	51.72	<.0001
CWM PCA Axis1	1	-0.45 ± 0.06	55.44	<.0001	% Annual crop	1	-0.18 ± 0.05	13.4875	0.0003	Soil × Age	1	0.09 ± 0.03	7.47	0.0068
CWM PCA Axis2	1	-0.23 ± 0.06	15.55	0.0001	% MAE	1	-0.10 ± 0.05	4.3985	0.0589	Age <sup>2</sup>	1	-0.11 ± 0.03	18.62	<.0001
CWM PCA Axis3	1	-0.12 ± 0.04	8.15	0.0047	CWM PCA Axis1	1	-0.27 ± 0.07	13.3054	0.0003	% Annual crop	1	-0.08 ± 0.03	6.87	0.0094
CWM PCA Axis1 <sup>2</sup>	1	-0.42 ± 0.04	94.66	<.0001	CWM PCA Axis2	1	-0.09 ± 0.07	1.6009	0.2071	% MAE	1	0.00 ± 0.03	0.00	0.9901
CWM PCA Axis2 <sup>2</sup>	1	-0.13 ± 0.04	12.81	0.0004	CWM PCA Axis3	1	-0.20 ± 0.05	14.1203	0.0002	% Annual crop <sup>2</sup>	1	-0.05 ± 0.03	3.10	0.07
CWM PCA Axis3 <sup>2</sup>	1	-0.19 ± 0.03	29.65	<.0001	CWM PCA Axis1 <sup>2</sup>	1	-0.42 ± 0.05	63.0577	<.0001	Soil × % MAE	1	0.09 ± 0.03	7.38	0.0071
					CWM PCA Axis2 <sup>2</sup>	1	-0.13 ± 0.04	8.2988	0.0043	CWM PCA Axis1	1	-0.53 ± 0.05	125.24	<.0001
error	229				CWM PCA Axis3 <sup>2</sup>	1	-0.13 ± 0.04	8.8604	0.0032	CWM PCA Axis2	1	-0.30 ± 0.04	48.62	<.0001
										CWM PCA Axis3	1	-0.06 ± 0.03	2.86	0.0922
					error	227				CWM PCA Axis1 <sup>2</sup>	1	-0.44 ± 0.03	180.02	<.0001
										CWM PCA Axis2 <sup>2</sup>	1	-0.19 ± 0.03	49.60	<.0001
										CWM PCA Axis2 × Axis 3	1	-0.08 ± 0.04	4.66	0.032
										CWM PCA Axis3 <sup>2</sup>	1	-0.27 ± 0.03	106.52	<.0001
										error	222			

**Table S3. Model selection for functional dispersion Fdis for all grasslands n = 238 (confirmatory multilevel path analysis). Key to variables:  $X_1$  = functional dispersion,  $X_2$  = CWM PCA axis 1,  $X_3$  = CWM PCA axis 2,  $X_4$  = CWM PCA axis 3,  $X_5$  = Land use type,  $X_6$  = soil depth,  $X_7$  = age of the grasslands,  $X_8$  = AES vs non-AES,  $X_9$  = AES grassland cover in a 1km radius landscape,  $X_{10}$  = Annual crop cover in a 1km radius landscape.  $\{X_k\}$  means that variables  $X_i$  and  $X_j$  are independent conditional on variable  $X_k$  (thus variation in  $X_i$  does not imply variation in  $X_j$  if  $X_k$  is held constant). \* The p-value is obtained by comparing the value of the C statistic for each hypothesis to a chi-square distribution with the same degrees of freedom – note that a model is rejected if the C statistic is significantly different from the  $\chi^2$  value.**

Dsetp Claim of independence	Formula	Ho	Pvalues	Cstatistic	Pvalue of C
(X10,X8)   {X9}	$X8 = X10 + X9$	$X8 = 0$	0.36	18.26	0.86
(X10, X7)   {∅}	$X7 = X10$	$X10 = 0$	0.25		
(X10, X4)   {X7, X5}	$X4 = X10 + X7 + X5$	$X10 = 0$	0.75		
(X9, X7)   {X10}	$X7 = X9 + X10$	$X9 = 0$	0.19		
(X9, X3)   {X7,X8,X10,X5}	$X3 = X9 + X7 + X7^2 + X8 + X10 + X8 * X10$	$X9 = 0$	0.33		
(X9, X4)   {X7, X5,X10}	$X4 = X9 + X7 + X5 + X10$	$X9 = 0$	0.78		
(X6, X2)   {X7,X8,X10,X9,X5}	$X2 = \text{soil} + X10 + X9 + X7 + X7^2 + X8 + X10^2 + X7 * X10 + X7 * X9$	$X6 = 0$	0.77		
(X6, X3)   {X7,X8,X10,X5}	$X3 = X6 + X10 + X9 + X7 + X7^2 + X8 + X8 * X10 + X5$	$X6 = 0$	0.60		
(X6, X4)   {X7,X5, X10, X9}	$X4 = X6 + X7 + X5 + X10 + X9$	$X6 = 0$	0.73		
(X6, X8)   {X10}	$X8 = X6 + X9$	$X6 = 0$	0.12		
(X8, X7)   {X9}	$X7 = X8 + X9$	$X8 = 0$	0.75		
(X8, X4)   {X7,X5,X9}	$X4 = X8 + X7 + X5$	$X8 = 0$	0.39		
(X8, X1)   {X6,X7,X10, X9, CWTs}	$X1 = X8 + X6 + X7 + X7^2 + X6 * X7 + X10 + X10^2 + X9 + X6 * X9 + X2 + X2^2 + X3 + X3^2 + X4 + X4^2 + X3 * X4$	$X8 = 0$	0.88		

**Table S4. Model selection for functional dispersion Fdis for the subset of data on grasslands with AES n = 76 (confirmatory multilevel path analysis). Key to variables: X1 = functional dispersion, X2 = CWM PCA axis 1, X3 = CWM PCA axis 2, X4 = CWM PCA axis 3, X5 = Land use type, X6 = soil depth, X7 = age of the grasslands, X8 = AES, X9 = AES cover in a 1km radius landscape, X10 = Crop cover in a 1km radius landscape. {Xk} means that variables Xi and Xj are independent conditional on variable Xk (thus variation in Xi does not imply variation in Xj if Xk is held constant). \* The p-value is obtained by comparing the value of the C statistic for each hypothesis to a chi-square distribution with the same degrees of freedom – note that a model is rejected if the C statistic is significantly different from the  $\chi^2$  value.**

Dsetp Claim of independence		Formula	Ho	Pvalues	Cstatistic	Pvalue of C
(X9, X8)	\{X10\}	$X8 = X9 + X10$	X9 = 0	0.72		
(X9, X7)	\{X8,X10\}	$X7 = X9 + X8 + X10$	X9 = 0	0.61		
(X9, X2)	\{X7, X8,X10,X5\}	$X2 = X9 + X7 + X7^2 + X8 + X10 + X8 * X7 + X5$	X9 = 0	0.43		
(X9, X3)	\{X6, X7, X8, X10,X5\}	$X3 = X9 + X6 + X7 + X8 + X10 + X8 * X6 + X8 * X7 + X5$	X9 = 0	0.97		
(X9, X4)	\{X7, X8,X10,X5\}	$CWT\ 3 = X9 + X7 + X8 + X10 + X8^2 + X5$	X9 = 0	0.22		
(X9, X1)	\{X7, X10, X2, X3,X4\}	$X1 = X9 + X7 + X7^2 + X10 + X2 + X2^2 + X3 + X3^2 + X4 + X4^2 + X3 * X4$	X9 = 0	0.73		
(X10, X8)	\{\emptyset\}	$X8 = X10$	X10 = 0	0.17		
(X10, X7)	\{X8\}	$X7 = X10 + X8$	X10 = 0	0.55	22.34	0.89
(X10, X2)	\{X7, X8\}	$X2 = X10 + X7 + X7^2 + X8 + X8 * X7$	X10 = 0	0.76		
(X10, X4)	\{X7, X8\}	$X4 = X10 + X7 + X8 + X8^2$	X10 = 0	0.55		
(X6, X8)	\{X10,X9\}	$X8 = X6 + X10 + X9$	X6 = 0	0.36		
(X6, X7)	\{X8,X10,X9\}	$X7 = X6 + X8 + X10 + X9$	X6 = 0	0.48		
(X6, X2)	\{X10,X9,X5\}	$X2 = X6 + X10 + X9 + X7 + X7^2 + X8 + X8 * X7 + X5$	X6 = 0	0.70		
(X6, X4)	\{X10, X9, X7, X8,X5\}	$X4 = X6 + X9 + X10 + X8 + X8^2 + X7 + X5$	X6 = 0	0.96		
(X6, X1)	\{X7, X10, X2, X3,X4\}	$X1 = X6 + X10 + X7 + X7^2 + X2 + X2^2 + X3 + X3^2 + X4 + X4^2 + X3 * X4$	X6 = 0	0.80		
(X8, X1)	\{X7, X10, X2, X3,X4\}	$X1 = X8 + X10 + X7 + X7^2 + X2 + X2^2 + X3 + X3^2 + X4 + X4^2 + X3 * X4$	X8 = 0	0.6		

**Table S5 Best selected model for CWMs PCA axis 1 to 3 for all grasslands (n = 238). We detail model parameters (estimate), degree of freedom, Fratio, Pvalue and relative effect size (% r<sup>2</sup>). Abbreviations, AES categorical factors describing whether the focal grasslands is under AES or not; LU, Land use type (see Fig. 2).**

	CW-PCA Axis1						CW-PCA Axis2						CW-PCA Axis3				
			model r <sup>2</sup> = 0.68					model r <sup>2</sup> = 0.28					model r <sup>2</sup> = 0.42				
	<i>df</i>	<i>est.</i>	<i>std error</i>	<i>fratio</i>	<i>Pvalue</i>		<i>df</i>	<i>est.</i>	<i>std error</i>	<i>fratio</i>	<i>Pvalue</i>		<i>df</i>	<i>est.</i>	<i>std error</i>	<i>fratio</i>	<i>Pvalue</i>
Age	1	0.44 ± 0.08		30.85	<.0001	Age	1	-0.43 ± 0.11		15.81	<.0001	Age	1	-0.24 ± 0.07		12.18	0.0006
Age <sup>2</sup>	1	-0.16 ± 0.04		16.95	<.0001	Age <sup>2</sup>	1	0.09 ± 0.05		2.57	0.1106	LU	4			39.54	<.0001
AES	1	-0.08 ± 0.05		3.37	0.0676	AES	1	0.04 ± 0.06		0.49	0.4865						
% annual crop	1	-0.10 ± 0.04		5.97	0.0153	% annual crop	1	0.10 ± 0.06		2.37	0.1253						
% annual crop <sup>2</sup>	1	0.09 ± 0.04		6.05	0.0147	aes × %crop	1	-0.18 ± 0.06		8.20	0.0046						
Age × %crop	1	-0.12 ± 0.04		7.59	0.0063	LU	4			19.03	<.0001						
% AES	1	-0.07 ± 0.05		2.43	0.1204												
age × %aes	1	-0.11 ± 0.04		7.51	0.0066												
LU	4			93.25	<.0001												
error	225					error	228					error	232				

**Table S6. Best selected model for CWMs PCA axis 1 to 3 for AES grasslands (n = 76). We detail model parameters (estimate), degree of freedom, Fratio, Pvalue and relative effect size (% r<sup>2</sup>). Abbreviations, laes corresponded to the degree of extensification of the grassland under AES (Fig. S3), LU, land use type (Fig. 2).**

CWM-PCA Axis 1						CWM-PCA Axis 2						CWM-PCA Axis 3						
Param.	df	Est.		Tratio	Pvalue	Param.	df	Est.		Tratio	Pvalue	Param.	df	Est.		Tratio	Pvalue	
Age	1	0.62	± 0.12	5.13	<.0001	Soil Depth	1	-0.12	± 0.10	-1.17	0.245	laes	1	-0.182	± 0.09	-2.03	0.05	
Age <sup>2</sup>	1	-0.30	± 0.06	-4.67	<.0001	Age	1	-0.42	± 0.15	-2.84	0.006	laes <sup>2</sup>	1	-0.249	± 0.09	-2.73	0.01	
laes	1	-0.15	± 0.07	-2.26	0.027	% Annual Crop	1	0.25	± 0.10	2.49	0.015	Age	1	-0.385	± 0.12	-3.15	0.00	
Age X laes	1	-0.12	± 0.07	-1.69	0.096	laes	1	-0.22	± 0.11	-2.02	0.047	LU	4				<.0001	
LU	4				<.0001	Soil Depth X laes	1	0.30	± 0.11	2.66	0.010							
						Age X laes	1	-0.25	± 0.12	-2.14	0.036							
						LU	4				0.050							
error	69					error	67					error	70					

# DISCUSSION

---





---

Ce travail de thèse avait pour but d'analyser la réponse de la biodiversité des prairies aux perturbations liées à l'intensification agricole dans un paysage de plaine céréalière situé historiquement dans une région bocagère de polyculture élevage. Les spécificités de mon travail portent d'une part sur les échelles spatiales et temporelles que nous avons considérées puisque nous avons étudié des facteurs agissant aux échelles locales et paysagères, et intégré des données historiques permettant de caractériser les dynamiques temporelles des paysages agricoles sur un pas de temps long. Nous avons d'autre part choisi de nous intéresser à un ensemble de groupes taxonomiques couvrant différents niveaux trophiques (i.e. les plantes, les criquets, les abeilles sauvages, les syrphes, les carabes, les araignées et les oiseaux) à la base de multiples fonctions et services au sein des écosystèmes agricoles. Enfin, nous avons adopté une approche basée sur l'utilisation des traits fonctionnels, afin d'approcher les mécanismes qui expliquent les interactions entre espèces et la structure des communautés.

La discussion générale de mon travail va dans un premier temps faire une synthèse des réflexions méthodologiques que nous avons menées pour aborder ces questions, puis rappellera les principaux résultats acquis et finalement discutera de notre contribution à la problématique générale de la thèse.

## 1. Apports méthodologiques

Les choix que nous avons faits, nous ont conduits à mener une réflexion méthodologique sur plusieurs questions.

Nous nous sommes questionnés sur comment caractériser et généraliser la réponse fonctionnelle de la biodiversité à l'intensification agricole dans son ensemble, à travers l'étude simultanée de différents groupes taxonomiques ayant chacun une réponse particulière. Ainsi, nous avons cherché à déterminer les conditions environnementales et paysagères qui correspondent au meilleur compromis et optimisent les niveaux de diversité au sein de différents groupes taxonomiques. Nous avons, pour ce faire, appliqué une approche inspirée de celles développées pour l'analyse de la multifonctionnalité des écosystèmes (Maestre *et al.* 2012; Byrnes *et al.* 2014; Lefcheck *et al.* 2015). La multifonctionnalité d'un écosystème est caractérisée par le nombre de fonctions qui y sont délivrées et qui atteignent un niveau « seuil » fixé. Ce seuil est défini comme le pourcentage du maximum observé pour chaque fonction. Récemment, il a été proposé d'appliquer cette approche pour caractériser la multidiversité spécifique (Allan *et al.* 2014). A notre connaissance, notre étude est la première



à appliquer ce type d'approche à la diversité fonctionnelle. Nous avons également choisi d'utiliser une approche fonctionnelle afin d'appréhender la complexité des interactions trophiques et leur implication dans la structuration des communautés animales dans les milieux agricoles.

Pour cela, nous nous sommes questionnés sur le choix des traits à considérer avec la contrainte qu'ils soient mesurables sur tous les groupes taxonomiques et rendent compte des grandes fonctions qui permettent aux organismes de se maintenir dans leur environnement. Au cours de ce travail, nous avons choisi d'adopter des approches intégrant plusieurs types de traits: des traits liés à la taille corporelle des individus, des traits liés à leur mobilité, et des traits liés à l'acquisition des ressources. Ceci nous a permis d'appréhender différentes dimensions de la niche des espèces. Si ces approches multi-traits ont été particulièrement utilisées pour caractériser les stratégies fonctionnelles chez les plantes, ces syndromes fonctionnels sont bien moins connus chez les animaux. Plus particulièrement, nous utilisons dans le chapitre 3 un indice caractérisant l'espace fonctionnel occupé par une communauté. L'utilisation de cette méthode nous a permis d'identifier chez les animaux certains syndromes de traits filtrés par l'intensification agricole.

Concernant le paysage, nous avons cherché à définir des métriques reflétant l'histoire de son intensification agricole et de son évolution lorsqu'il est soumis à cette pression. Les données d'assolement collectées à l'échelle de la parcelle depuis 20 ans sur le site d'étude, nous ont permis de développer trois métriques originales à l'échelle paysagère, toutes trois basées sur la prairie qui était au cœur des systèmes de polyculture élevage traditionnels de la région. Ces métriques ont montré qu'elles avaient du sens, en rendant compte de différents aspects de l'évolution des paysages et en permettant de discerner certains mécanismes par lesquels les dynamiques paysagères filtrent la biodiversité dans les milieux agricoles.

## 2. Synthèse des résultats

### 2.1 Des effets importants des prairies dans le paysage et de l'histoire de leur intensification

Nous montrons dans le chapitre 1 que la diversité fonctionnelle multitrophique à l'échelle de la prairie (échelle locale) est largement expliquée par l'histoire et la stabilité du paysage

---

dans lequel elle s'intègre (30% de la variance expliquée). Par ailleurs, la présence passée de prairies temporaires dans le paysage a un effet négatif sur la diversité fonctionnelle multitrophique. En considérant les taxons individuellement comme dans le chapitre 3 qui porte sur les abeilles sauvages, nous montrons également que la diversité fonctionnelle des communautés est expliquée par la conversion progressive des paysages agricoles en cultures annuelles (environ 20% de la variance expliquée, effet direct ou en interaction avec la diversité des communautés de plantes locales).

En considérant un set de traits reflétant des fonctions similaires pour différents groupes taxonomiques (taille corporelle, traits liés à la mobilité, traits d'acquisition des ressources), notre approche nous a permis d'approcher différents mécanismes par lesquels l'intensification agricole présente et passée filtre différentes facettes de la biodiversité. Nous avons ainsi montré dans le chapitre 1 que la diversité des traits liés à la taille corporelle était particulièrement affectée par la conversion des paysages agricoles en cultures annuelles et la stabilité des prairies dans le paysage. Dans les paysages perturbés depuis plusieurs années (c.à.d. convertis en culture annuelle depuis longtemps et avec des prairies jeunes dans le paysage), la diversité des traits liés à la taille corporelle est plus faible et les organismes tendent à être plus petits. Chez les criquets (Chapitre 2), nos résultats indiquent en revanche que les paysages simplifiés dominés par les cultures annuelles tendent à sélectionner des individus ayant une forte taille corporelle et capables de disperser dans le paysage. Cet effet est cependant conditionné par d'autres facteurs tels que le type de sol ou encore la présence d'habitats spécifiques dans le paysage.

La diversité des traits liés à la dispersion est quant à elle particulièrement affectée par un effet positif de la stabilité locale de la prairie (i.e. son âge) et de la dynamique temporelle des prairies dans le paysage (Chapitre 1). La stabilité des habitats aux échelles locale et paysagère pourrait permettre aux organismes ayant de faibles capacités de dispersion d'atteindre ces habitats et de se maintenir dans les milieux agricoles (Mouquet *et al.* 2003).

La diversité des traits liés à l'acquisition des ressources est principalement impactée par la composition du paysage. Notamment, la présence de prairies et de bois dans le paysage augmente la diversité locale des traits d'acquisition des ressources (Chapitres 1 et 3). Dans le chapitre 2, nous montrons que la présence d'habitats spécifiques dans le paysage, tels que les luzernes ou les bois, détermine l'abondance et la diversité des traits d'acquisition des ressources au sein des communautés de criquets. Par exemple, la présence de bois dans le

paysage est favorable à des espèces de criquets ayant de fortes mandibules. La présence de ces habitats peut générer des flux d'individus fonctionnellement divers dans le paysage qui, en dispersant, vont accroître la diversité fonctionnelle locale des parcelles alentour (processus de « *mass-effect* », Leibold *et al.* 2004).

### 2.2 Le trait-matching, un processus clé structurant les communautés

Dans les chapitres 2 et 3, nous avons souhaité quantifier la contribution relative des interactions trophiques et de l'intensification agricole dans la structuration fonctionnelle des communautés de criquets et d'abeilles sauvages. Pour cela, nous avons utilisé une approche fonctionnelle et considéré les traits qui déterminent l'acquisition des ressources et les liens effectifs (i.e. le « *trait-matching* », Garibaldi *et al.* 2015; Bartomeus *et al.* 2016) entre les communautés de plantes et de criquets (Chapitre 2), puis entre les communautés de plantes et d'abeilles sauvages (Chapitre 3). En accord avec nos hypothèses, nous avons d'abord montré que le « *trait-matching* » explique l'abondance et la diversité des traits au sein des communautés de criquets et d'abeilles sauvages. Notamment, il existe un lien fort entre la force des mandibules au sein des communautés de criquets et la dureté des feuilles des communautés de plantes. Par ailleurs, nous avons montré chez les criquets qu'augmenter la disponibilité des niches alimentaires (i.e. la diversité fonctionnelle des plantes) facilite la coexistence entre les différentes espèces, confirmant ainsi l'hypothèse d'une complémentarité de niche alimentaire chez ces insectes herbivores (Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a). De même, chez les abeilles, il existe une relation claire entre la diversité des traits floraux de la communauté de plantes locale et la diversité des traits d'acquisition des ressources au sein de la communauté d'abeilles sauvages. Ces études constituent une avancée importante quant à la compréhension du lien qui existe entre le « *trait-matching* » et l'abondance et la diversité des communautés.

Néanmoins, l'importance du « *trait-matching* » dans la structuration des communautés de criquets ou d'abeilles est fortement modulée par la stabilité des habitats à l'échelle locale comme à l'échelle paysagère. La contribution relative du « *trait-matching* » dans la structuration des communautés de criquets augmente dans les prairies âgées. Chez les abeilles, la relation positive qui existe entre la diversité des communautés de plantes et celle des communautés d'abeilles sauvages disparaît dans les paysages convertis en cultures annuelles depuis longtemps. La stabilité locale et paysagère des prairies favorise donc le

---

maintien de communautés d'herbivores et de pollinisateurs fonctionnellement diverses et augmente l'importance des interactions trophiques dans la structuration des communautés (Chase 2003; Fukami 2004). La conversion de prairies âgées composées de communautés de plantes diverses en cultures annuelles a donc des effets particulièrement délétères sur la biodiversité des milieux agricoles.

### 2.3 Importance d'autres facteurs agissant à l'échelle paysagère

Dans ce travail de thèse, nous avons également mis en évidence un effet négatif de la quantité de cultures annuelles mellifères (c.à.d. colza et tournesol) dans le paysage sur la diversité des traits liés à l'acquisition des ressources (Chapitre 1). Chez les abeilles (Chapitre 3), la relation positive qui existe entre la diversité des communautés de plantes et celle des communautés d'abeilles sauvages n'est plus observée dans les paysages dominés par ce type de cultures. La présence massive de cultures annuelles mellifères peut perturber les interactions plantes-pollinisateurs en diluant la densité de pollinisateurs dans le paysage (Holzschuh *et al.* 2016) ou en sélectionnant des espèces de pollinisateurs ayant des traits d'acquisition des ressources particuliers (Holt 2008; Diekötter *et al.* 2010). Ainsi, une étude menée sur les bourdons révèle que lorsque la quantité de colza dans le paysage augmente, la densité de bourdons à langue longue sur les fleurs à corolle profonde diminue tandis que celle des bourdons à langue courte augmente, créant ainsi une distorsion des interactions plantes-pollinisateurs (Diekötter *et al.* 2010). De même il a été montré que dans les paysages où les surfaces en colza sont importantes, l'abondance des bourdons à langue longue diminue et s'accompagne d'une diminution de la pollinisation des fleurs sauvages à corolle profonde (Holzschuh *et al.* 2011). Ces distorsions des interactions entre les plantes et les pollinisateurs peuvent ensuite engendrer d'importantes conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. Il a par exemple été mis en évidence que le service de pollinisation était négativement impacté dans les paysages agricoles où les surfaces occupées par les cultures annuelles mellifères sont importantes (Holzschuh *et al.* 2016). Ces résultats étant observés sur les différents groupes taxonomiques étudiés (Chapitre 1), ceci suggère que cet effet pourrait être étendu à d'autres niveaux trophiques et affecter les services écosystémiques qui leurs sont associés (e.g. recyclage de la matière organique, contrôle biologique).

## 2.4 Quelles prairies pour restaurer la biodiversité végétale, à la base des réseaux trophiques ?

Dans un dernier chapitre (Chapitre 4), nous avons cherché à quantifier la diversité spécifique et fonctionnelle des prairies de la zone d'étude, au travers de la diversité de leurs communautés végétales. Nous avons notamment étudié les facteurs la structurant, en particulier les facteurs de gestion dont les Mesures Agro-Environnementales (MAE) qui sont des mesures contractualisées avec les exploitants agricoles et qui visent à restaurer la biodiversité ou la qualité de l'eau en échange d'une rémunération à l'hectare. Notre étude a fait apparaître qu'il existait de grandes différences de diversité fonctionnelle entre les prairies. Elle a montré que les types de prairies définis selon des critères agronomiques (espèces semées, âge de la prairie, usage agricole) se différenciaient parfaitement par un petit nombre de traits.

L'analyse des facteurs structurant la diversité végétale fait apparaître que la diversité fonctionnelle des communautés végétales est impactée par des facteurs locaux et paysagers. L'âge des prairies a un effet important et positif sur la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle, en particulier dans les sols profonds. Concernant les effets paysagers, nous avons montré que des prairies situées dans des paysages dominés par les grandes cultures avaient une diversité fonctionnelle moindre. Ces résultats suggèrent que les paysages de grandes cultures dans lesquels sont semées des prairies temporaires conduisent à une réduction forte de la diversité fonctionnelle des plantes. Nous avons montré de plus qu'il fallait 10 ans pour qu'une prairie semée retrouve de la redondance fonctionnelle.

Nous montrons que, toutes catégories de MAE confondues, la contractualisation de MAE à l'échelle de la prairie n'a pas d'effet direct sur la richesse en espèces ni sur la diversité fonctionnelle en plantes, ce qui peut s'expliquer par la diversité des types de MAE en question. En prenant en compte, le niveau d'extensification des mesures mises en œuvre, ainsi que le contexte paysagé, nous montrons que l'effet des MAE est dépendant du paysage dans lequel la prairie MAE se situe et des pratiques locales au niveau de la parcelle. Ainsi, dans les paysages complexes, la gestion en MAE a un effet positif sur la diversité des plantes, tandis qu'elle a un effet négatif dans les paysages dominés par les cultures annuelles. Dans ces paysages perturbés, le pool d'espèces est réduit ce qui peut limiter les bénéfices de ces mesures à l'échelle locale (Concepción *et al.* 2008; Concepción *et al.* 2012). Egalement, dans les paysages dominés par les cultures annuelles, les prairies réimplantées en MAE sont gérées

---

de façon particulièrement extensive, voire abandonnées, et cet abandon entraîne une diminution de la diversité fonctionnelle des communautés de plantes. Enfin, nos résultats montrent que l'effet positif des MAE sur la diversité fonctionnelle des communautés végétales n'est plus observé dans les prairies implantées sur des sols pauvres, dans lesquelles le pool d'espèces local est dégradé.

D'un point de vue pratique, notre étude montre que la quantité de prairies nécessaire dans les paysages agricoles pour restaurer un niveau fort de diversité de plantes (plus de 30% de prairies dans le paysage) ainsi que l'âge nécessaire d'implantation des prairies (plus de 10 ans en moyenne), paraissent anachroniques par rapport aux pratiques agricoles en paysage de grande culture.

### 3. Quels traits fonctionnels ?

La recherche d'outils prédictifs constitue un enjeu important en écologie (Petchey *et al.* 2015). L'utilisation d'approches fonctionnelles offre de larges perspectives pour prédire la réponse des espèces aux changements d'utilisation des terres et les conséquences pour le fonctionnement des écosystèmes (e.g. Flynn *et al.* 2009; Vandewalle *et al.* 2010; Gámez-Virués *et al.* 2015; Concepción *et al.* 2016). Cependant, l'efficacité d'une approche basée sur les traits fonctionnels pour prédire la réponse des organismes aux changements environnementaux repose fortement sur la sélection des traits utilisés pour les études et la détermination des fonctions particulières qui leur sont associées (Laughlin & Messier 2015; Didham, Leather & Basset 2016; Shipley *et al.* 2016). Cette sélection des traits n'est donc pas sans conséquences sur l'interprétation faite a posteriori de la réponse des organismes. Ceci soulève la question de la « fonctionnalité » effective de certains traits et du point de vue auquel l'étude se place (Fig. 1). En effet, certains traits seront préférés selon les processus étudiés et l'échelle considérée.

Dans ce travail de thèse, nous avons sélectionné trois traits indépendants pour les sept groupes taxonomiques, impliqués dans la réponse des organismes à l'intensification agricole (e.g. Devictor, Julliard & Jiguet 2008; Flynn *et al.* 2009; Vandewalle *et al.* 2010; Gámez-Virués *et al.* 2015; Concepción *et al.* 2016). Considérés simultanément, ces traits nous ont permis d'intégrer des processus ayant lieu aussi bien à l'échelle de la communauté qu'à plus large échelle. Cependant, cette sélection de traits pourrait être discutée et enrichie.

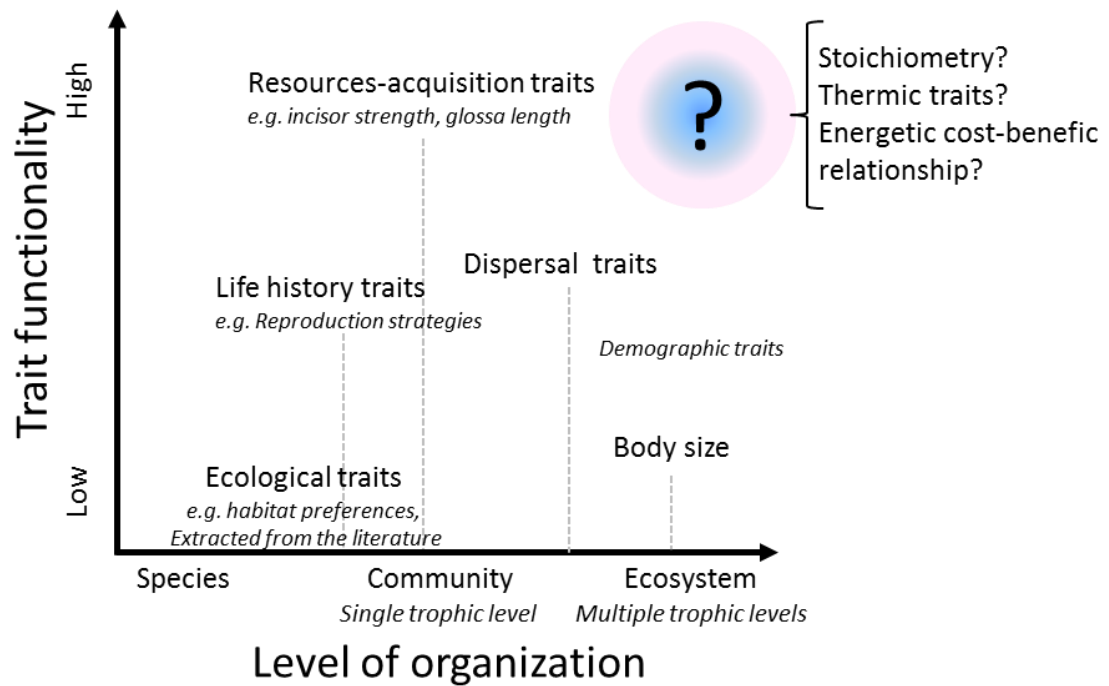


Figure 1. Schéma conceptuel illustrant les différents types de traits en fonction du niveau d'organisation considéré et de leur « fonctionnalité » effective. Si certains traits ont été particulièrement utilisés dans les approches fonctionnelles, d'autres demeurent inusités et pourraient pourtant apporter un éclairage nouveau à l'interprétation faite a posteriori de la réponse des organismes (e.g. traits liés aux préférences alimentaires, à la stœchiométrie, à la demande thermique, aux compromis énergétiques).

### 3.1 La taille corporelle: un trait intégratif impliquant une interprétation complexe

Si la taille corporelle est un trait classiquement considéré pour comprendre la réponse des organismes aux changements environnementaux, l'interprétation des résultats peut parfois être complexe. En effet, la taille corporelle n'est pas reliée à une fonction particulière pour l'organisme mais est un trait intégrateur dont les variations ont des origines multifactorielles.

Ce travail met en évidence des effets contrastés de l'agriculture intensive sur la taille corporelle des organismes et sur sa diversité. Dans le chapitre 1, nous montrons que la diversité des traits liés à la taille corporelle est plus faible dans les paysages agricoles intensifs, convertis en cultures annuelles depuis plusieurs années, avec des organismes qui tendent à être plus petits. Dans le chapitre 2, nous avons utilisé la taille corporelle comme proxy de la dispersion des espèces de criquets. Nos résultats suggèrent que les paysages

---

agricoles intensifs tendent à sélectionner des criquets ayant une forte taille corporelle, capable de disperser dans le paysage. Cependant, l'abondance et la diversité de ce trait au sein des communautés de criquets sont affectées par des effets interactifs de la composition du paysage et des facteurs locaux.

La taille corporelle est un trait négativement associé à certains traits démographiques tels que la taille des populations, le taux de croissance ou encore le temps de développement (Brown *et al.* 2004; Jonsson, Cohen & Carpenter 2005). L'intensification agricole pourrait avoir sélectionné des organismes de petite taille, capables de faire face aux perturbations récurrentes et ayant une reproduction avec un fort taux de croissance, et une durée de vie courte (c.à.d. « stratégie r », MacArthur & Wilson 1967 ; Burton, Phillips & Travis 2010). Ces caractéristiques leur permettent de répondre rapidement aux perturbations de l'environnement local (e.g. labour, moissons) et de coloniser rapidement les habitats vacants (voir par exemple (Korhonen, Soininen & Hillebrand 2010).

Les résultats contrastés que nous mettons en évidence soulignent la difficulté à tirer des conclusions explicites de l'étude des traits liés à la taille corporelle. Ceci est dû au fait que la taille corporelle est un trait intégratif de différentes fonctions écologiques et physiologiques de l'organisme telles que le taux métabolique (Brown *et al.* 2004), les capacités de thermorégulation (Peters 1986; Woodward *et al.* 2005), la dispersion (Bie *et al.* 2012; Hein, Hou & Gillooly 2012) ou encore la quantité de matière et d'énergie qu'un individu doit consommer pour maintenir le bon fonctionnement de son organisme (Woodward *et al.* 2005; Hillebrand *et al.* 2009). Ainsi, il pourrait exister des compromis entre ces différentes fonctions, rendant l'interprétation des résultats difficile. Dans le chapitre 2, nous faisons par exemple l'hypothèse que les effets interactifs des facteurs paysagers et locaux sur l'abondance et la diversité de la taille corporelle des criquets pourraient impliquer des compromis entre dispersion, demande thermique et stœchiométrie. En effet, il existe chez les criquets différentes stratégies fonctionnelles : (i) des criquets ayant une forte taille corporelle et une forte demande thermique qui vont disperser pour atteindre certains types d'habitats (e.g. vignes, sols superficiels) ainsi que les ressources nécessaires à leur besoins (forte demande en azote) (e.g. *C. italicus*) ; (ii) des criquets ayant une forte taille corporelle mais une faible demande thermique, qui dispersent peu et sont associés aux prairies humides (e.g. *Mecosthetus parapleurus* et *Stethophyma grossum*) (Uvarov 1977). Examiner précisément les interactions entre ces fonctions, en intégrant des traits associés par exemple à la



thermorégulation ou à la stœchiométrie, permettrait de mieux comprendre la distribution de ce trait au sein des communautés naturelles (Fig. 1).

### 3.2 Caractériser la dispersion des individus

Les traits liés à la mobilité et aux capacités de dispersion des organismes déterminent la structure des métacommunautés (Leibold *et al.* 2004) et la réponse des organismes aux changements environnementaux (Baguette *et al.* 2012). Nous avons pu observer dans notre étude que les paysages perturbés tendent à sélectionner des organismes ayant de bonnes capacités de dispersion (Chapitre 2). Par ailleurs, la diversité des traits liés à la mobilité est plus importante lorsque les habitats sont stables aux échelles locale (i.e. âge de la parcelle) et paysagère (i.e. âge du paysage) (Chapitre 1), ce qui suggère que la stabilité des habitats à différentes échelles spatiales permet aux organismes ayant de faibles capacités de dispersion de se maintenir dans les milieux agricoles. Ces deux résultats sont révélateurs d'un fonctionnement de type « méta » (-écosystème, -communauté ou -population), la dispersion permettant la colonisation de nouveaux habitats en compensation des extinctions locales liées à la destruction des habitats par les pratiques agricoles.

Les capacités de dispersion dépendent du mode spécifique de dispersion (e.g. vol, marche, saut) et des caractéristiques morphologiques des espèces. Dans le chapitre 1, nous avons choisi d'utiliser la structure des ailes comme proxy de la dispersion pour les criquets, les abeilles, les syrphes, les carabes et les oiseaux. La morphologie alaire est souvent utilisée pour caractériser la dispersion de multiples groupes taxonomiques (e.g. Conrad *et al.* 2002; Greenleaf *et al.* 2007; Sekar 2012; Stevens *et al.* 2014; Winqvist *et al.* 2014). Cependant, peu d'études ont explicitement fait le lien entre ces traits morphologiques et les capacités effectives de dispersion (voir cependant Greenleaf *et al.* 2007 pour les abeilles).

Par ailleurs, la dispersion implique des coûts énergétiques importants, induisant des compromis entre différentes fonctions. Par exemple, il existe des compromis entre la capacité de vol et la reproduction chez de nombreux insectes (e.g. Zera & Denno 1997; Guerra 2011). Dans le chapitre 2, nous faisons également l'hypothèse qu'il puisse exister des compromis entre dispersion et thermorégulation (voir point précédent). De ce fait, les stratégies de dispersion peuvent être extrêmement versatiles, même au sein d'un même groupe taxonomique. Par exemple, une étude menée sur la zone d'étude (Stage d'Aurélie Dupeyron en 2013, encadrée par Isabelle Badenhauer, Nicolas Gross, Bertrand Gauffre et Ronan

---

Marrec) a mis en évidence que les espèces de carabes se différenciaient sur la stratégie de locomotion utilisée : le vol vs la marche (i.e. les espèces avaient soit de grandes ailes, soit de grosses pattes postérieures). Identifier les compromis qui peuvent exister avec d'autres fonctions et les syndromes de traits associés à la dispersion permettrait de prédire avec précision la réponse des organismes face aux changements environnementaux (Ronce 2007).

### 3.3 Acquisition des ressources et « *trait-matching* »

Si le « *trait-matching* » a été testé en conditions expérimentales (e.g. Fontaine *et al.* 2005 ; Ibanez *et al.* 2013a; Deraison *et al.* 2015a), peu d'études se sont intéressées au lien effectif qui existe entre ce « *trait-matching* » et l'abondance et la diversité des communautés naturelles. Une des forces de ma thèse a été de montrer que des traits morphologiques proximaux (i.e. la force des incisives chez les criquets et la longueur de la langue chez les abeilles), contraignant les interactions entre deux niveaux trophiques, expliquent en grande partie l'abondance et la diversité des traits au sein des communautés animales.

L'identification des traits impliqués dans le « *trait-matching* » n'est pas toujours évidente et elle requiert une connaissance précise de la biologie des espèces et du type d'interactions trophiques en cause. Pour certains types d'interactions, les traits qui déterminent les liens effectifs entre les deux niveaux trophiques sont difficilement identifiables (e.g. les interactions entre les plantes et les micro-organismes, Martínez-García *et al.* 2015). De plus, les insectes spécialistes peuvent adopter des stratégies particulières, afin de contourner les mécanismes de défense des plantes chez les herbivores par exemple (e.g. composés chimiques émis par les plantes), ce qui complexifie l'identification claire des traits contrôlant leurs interactions avec les plantes (Ali & Agrawal 2012).

Un défi important serait d'identifier et de quantifier des traits, gouvernant les interactions entre niveaux trophiques, généralisables à différents groupes taxonomiques. Dans ce travail de thèse, nous avons choisi de considérer des traits morphologiques proximaux. Cependant, ces traits reflètent des compromis évolutifs complexes, spécifiques à chaque groupe taxonomique. Par exemple, la force des incisives chez les criquets a évolué parallèlement aux propriétés physiques des feuilles et aux traits de défense que les plantes ont développés pour faire face à l'herbivorie (Bernays, Jarzembowski & Malcolm 1991). Pour s'affranchir de ces contraintes, il serait intéressant de considérer des traits qui traduisent directement les compromis entre les coûts énergétiques investis dans l'acquisition de la ressource et les gains que l'individu en

retire. Par exemple, chez les plantes, la surface spécifique foliaire (SLA) reflète les compromis entre vitesse de croissance et capacité à conserver les nutriments dans leurs tissus (Poorter & Garnier 1999; Wright *et al.* 2004). Ainsi, une forte SLA caractérise des espèces ayant une forte vitesse de croissance, des tissus foliaires peu denses et une faible capacité à conserver sur le long terme les nutriments accumulés dans leurs tissus (i.e. espèces « exploitatrices »). A l'inverse, une faible SLA caractérise des espèces ayant une croissance lente, des tissus denses et une forte capacité à conserver sur le long terme les nutriments accumulés dans leurs tissus (i.e. espèces « conservatrices ») (Grime *et al.* 1997; Reich *et al.* 1999). Il existe peu de traits similaires chez les animaux (Fig. 1). Néanmoins, il a récemment été montré chez des prédateurs marins, que des traits physiologiques tels que la densité mitochondriale des cellules musculaires pouvait déterminer le choix de la ressource préemptée et les bénéfices énergétique que les prédateurs peuvent en retirer. La densité mitochondriale pourrait refléter un compromis entre leur capacité musculaire, les couts énergétiques investis dans la prédation et la qualité nutritive de la diète (Spitz, Ridoux & Brind'Amour 2014).

#### 4. La question de l'échelle

Un élément clé mon travail de thèse a été la prise en compte de différentes échelles spatiales et temporelles. Nous avons donc pu examiner la part relative des processus locaux, paysagers et historiques dans la réponse de la biodiversité aux changements d'utilisation des terres.

##### 4.1 Acquisition des ressources : du local au paysage

Dans les Chapitres 2 et 3, nous avons montré que la diversité des traits liés à l'acquisition des ressources au sein des communautés de criquets et d'abeilles était déterminée par la composition de la communauté de plantes locales. Néanmoins, nous avons mis en évidence que ces relations étaient fortement conditionnées par la stabilité des habitats à l'échelle locale comme à l'échelle paysagère. En effet, la contribution relative du « *trait-matching* » dans la structuration des communautés de criquets diminue dans les prairies jeunes tandis que la relation positive qui existe entre la diversité des communautés de plantes et celle des communautés d'abeilles sauvages disparaît dans les paysages historiquement convertis en

---

culture annuelle. Lorsque les habitats sont stables à l'échelle locale (i.e. prairies âgées) et paysagère (i.e. paysages qui n'ont pas été convertis en cultures annuelles ou récemment convertis), il existe donc un lien fort entre la diversité fonctionnelle des communautés de plantes et de criquets ou d'abeilles sauvages. En revanche, ce lien disparaît avec la simplification des paysages et l'intensification agricole. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que dans ces paysages, le pool d'espèces et leurs différences fonctionnelles sont réduits, les habitats et les ressources sont rares et fragmentés. L'importance des ressources locales seraient donc moindre et les organismes devraient utiliser les différents habitats qui composent la matrice paysagère afin d'acquérir la quantité et la qualité de ressources nécessaires à leur besoins (Tscharntke & Brandl 2004). Seuls les organismes ayant de bonnes capacités de dispersion seraient donc capables de persister dans ces paysages perturbés (*cf* résultats du chapitre 1 et 2, point 3.2 de cette discussion générale). Dans ces milieux, la réalisation des interactions trophiques ne se fait donc pas à petite échelle mais à l'échelle du paysage. Par exemple, les pollinisateurs peuvent être contraints d'utiliser différents patches d'habitats pour acquérir leur ressource, du fait des fluctuations temporelles de la qualité et de la quantité de ressources dans le paysage (Fig. 2).

Dans les milieux perturbés, tels que les milieux agricoles, considérer les processus de dispersion et les échanges entre communautés permettrait de mieux comprendre les processus de niche locaux (Leibold *et al.* 2004). Se pose alors la question de l'échelle spatiale à laquelle appréhender les interactions trophiques et de l'importance des processus impliqués dans la structuration des métacommunautés. Cette question est d'autant plus pertinente que tous les niveaux trophiques ne vont pas appréhender l'arrangement spatial des habitats de la même façon et vont donc être affectés par différents types de processus (Holt 1996).

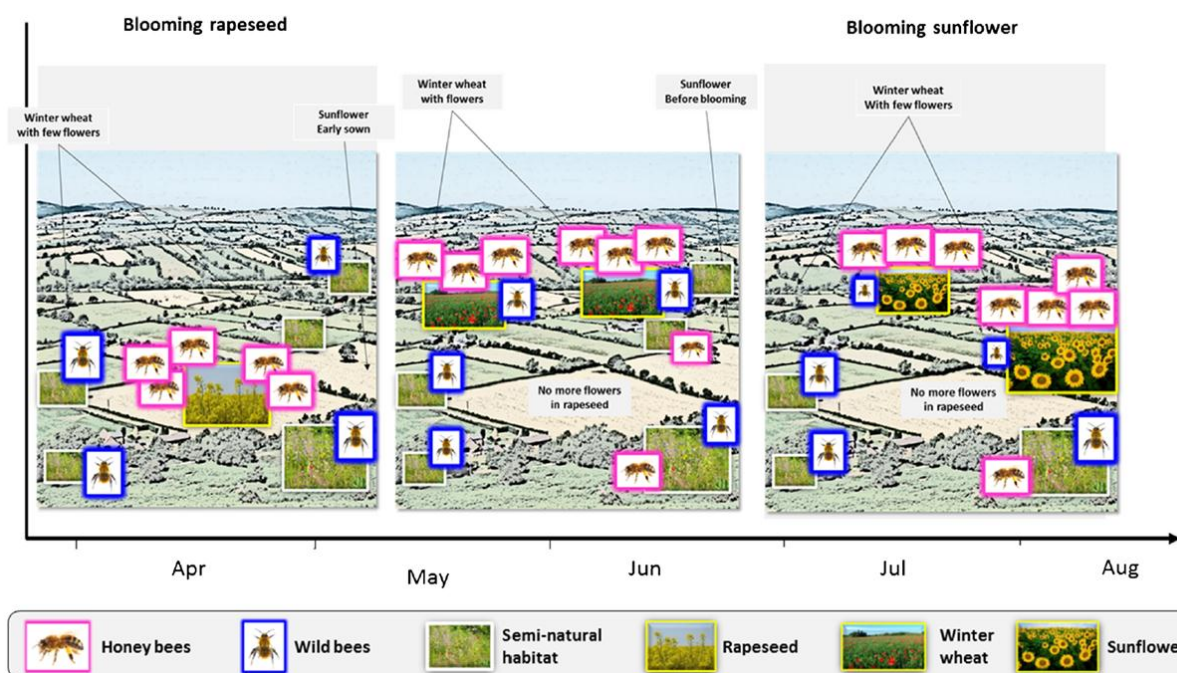


Figure 2. Exemple d'utilisation de différents habitats dans le paysage par les abeilles en milieu agricole au cours du temps (Extrait de Bretagnolle & Gaba 2015).

Il est aussi intéressant de noter que si l'intensification agricole sélectionne des communautés d'animaux ayant de bonnes capacités de dispersion, leur permettant d'acquies la quantité et la qualité de ressources nécessaires à leurs besoins à l'échelle du paysage (Chapitres 1 et 2), ces communautés sélectionnées (fonctionnellement pauvres), présentent également une faible diversité des traits liés à l'acquisition des ressources (Chapitre 1, 2 et 3). Ces stratégies sélectionnées (i.e. dispersion forte et faible diversité des traits d'acquisition de la ressource) correspondent notamment aux ravageurs des cultures (Mazzi & Dorn 2012). Ceci soulève un paradoxe important puisque la structuration des paysages agricoles intensifs, composés majoritairement de cultures annuelles, pourrait favoriser le maintien des ravageurs. Conserver des paysages complexes et riches en éléments semi-naturels permettrait de pallier ce problème en favorisant par exemple leurs prédateurs et une diversité fonctionnelle plus importante au sein et entre de multiples niveaux trophiques à même de mieux réguler les populations de ravageurs et la stabilité des services écosystémiques (Rusch *et al.* 2013; Barbaro *et al.* 2016; Gravel *et al.* 2016).

---

#### 4.2 Importance du « *mass effect* »

Bien que les approches fonctionnelles aient été particulièrement appliquées pour comprendre le rôle des processus de niche locaux dans la structuration des communautés, nos études soulèvent l'importance d'étendre ces approches aux métacommunautés (Spasojevic *et al.* 2014) et de considérer par exemple la dispersion entre les communautés (Leibold *et al.* 2004 ; Venail *et al.* 2008 ; Stevens *et al.* 2014). Ceci permettrait de mieux appréhender la structuration des communautés locales dans les paysages agricoles (Gámez-Virués *et al.* 2015; Martins *et al.* 2015).

Dans chacun des chapitres de cette thèse, nous avons mis en évidence l'importance des processus de « *mass effect* » (Leibold *et al.* 2004) dans la structuration des communautés locales. Ainsi, nous montrons que la présence d'habitats spécifiques dans le paysage a un effet positif sur la diversité fonctionnelle locale au sein des prairies étudiées. Chez les animaux, cet effet ne concerne pas seulement la diversité des traits liés à la dispersion des individus mais également les traits liés à l'acquisition des ressources (Chapitre 1, 2 et 3). Contrairement aux cultures annuelles, les prairies assurent des ressources diverses et stables pour un grand nombre d'organismes. La présence d'habitats spécifiques peut donc générer dans le paysage des flux d'individus ayant des traits d'acquisition des ressources contrastées qui, en dispersant, vont accroître la diversité fonctionnelle locale dans les prairies des traits liés à la niche alimentaire (Leibold *et al.* 2004). Ainsi, les patrons locaux de diversité des traits liés à la niche alimentaire des espèces et à leur stratégie d'acquisition des ressources peuvent être en grande partie déterminés par la structuration du paysage. A l'échelle locale, cette diversité de traits liés à la niche alimentaire peut faciliter la coexistence entre espèces, améliorant ainsi l'efficacité de l'utilisation des ressources et le fonctionnement de l'écosystème (Berendse 1982; Sala *et al.* 1989; Naeem *et al.* 1994). Chez les pollinisateurs, il a par exemple été montré que la pollinisation des plantes par des communautés de pollinisateurs ayant une forte diversité des traits liés à l'acquisition des ressources augmente la richesse spécifique des communautés de plantes ainsi que la productivité des graines et des fruits par un processus de complémentarité entre les pollinisateurs (Fontaine *et al.* 2005). En augmentant la diversité des traits liés à l'acquisition des ressources, les processus de « *mass effect* » vont donc permettre le maintien de différentes fonctions écosystémiques dans le temps et dans l'espace (Srivastava & Vellend 2005) et assurer la résilience des «méta»-écosystèmes face aux perturbations (Tschamntke *et al.* 2012). Ceci montre qu'il existe un lien fort entre le fonctionnement des

communautés locales et le fonctionnement de la métacommunauté. Ces résultats accentuent l'urgence de s'élever dans les niveaux d'organisation et de considérer non pas un écosystème isolé mais un « métaécosystème », correspondant à un ensemble d'écosystèmes liés par des processus de dispersion et d'échanges.

### 4.3 Influence de l'histoire du paysage

Les paysages agricoles sont des milieux particulièrement dynamiques, où la composition et la configuration spatiale des habitats varient fortement au sein d'une année (Thenail *et al.* 2009; Marrec *et al.* 2015) et entre années (Ewers *et al.* 2013). Cependant, les effets de ces dynamiques temporelles sur la persistance des organismes dans les paysages agricoles sont encore peu connus (Vasseur *et al.* 2013) et la plupart des études s'intéressent généralement à la composition des paysages à un instant  $t$  donné (e.g. Fahrig *et al.* 2011). Pourtant, il a été montré de façon théorique que les organismes pouvaient parfois être plus sensibles à la durée de vie moyenne des patches d'habitat qu'à leur quantité dans le paysage (Keymer *et al.* 2000; Wimberly 2006).

La particularité de ce travail de thèse a été de considérer de façon explicite les effets de la dynamique des paysages soumis à l'intensification agricole. Ainsi, notre étude met en évidence de façon empirique que la diversité fonctionnelle des communautés prairiales est largement conditionnée par la dynamique temporelle des habitats dans les agroécosystèmes sur des pas de temps long. Le paysage passé représente la disponibilité et l'arrangement spatial des habitats pour les générations précédentes et a donc influencé le pool d'espèces disponible à un instant  $t$  donné. Bien que les milieux agricoles puissent potentiellement abriter des communautés végétales et animales diverses, les communautés actuelles observées subissent les effets de l'intensification agricole passée qui a dégradé, et continue de dégrader, les pools d'espèces. Ainsi, la persistance de la diversité fonctionnelle dans ces milieux est mise en péril par la conversion progressive des paysages en cultures annuelles et de nombreuses espèces pourraient être sur la voie de l'extinction (« dette d'extinction », Tilman *et al.* 1994 ; Kuussaari *et al.* 2009 ; Krauss *et al.* 2010 ; Ewers *et al.* 2013). Nous montrons par exemple dans le chapitre 3 les effets différés de l'intensification agricole sur les communautés de pollinisateurs (voir également Bommarco *et al.* 2014; Miller-Struttman *et al.* 2016). Ces effets dépassent bien souvent ceux de la composition du paysage et des facteurs locaux actuels (Chapitre 3). Le maintien de communautés de plantes et de pollinisateurs

---

diverses à longs termes, ainsi que du service de pollinisation dans les milieux agricoles, seraient donc particulièrement menacés (Bommarco *et al.* 2014; Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2015).

De plus, la conjugaison d'une approche multi-trait et de l'utilisation de trois métriques caractérisant plusieurs aspects de la dynamique des paysages nous a permis d'approcher différents mécanismes par lesquels l'intensification agricole passée filtre la biodiversité. Nous montrons par exemple que la conversion des paysages agricoles en cultures annuelles affecte particulièrement les traits liés à la taille corporelle (Chapitre 1 et point 3.1 de cette discussion générale). Par ailleurs, la stabilité des habitats dans le paysage favorise la diversité des traits liés à la mobilité (Chapitre 1 et point 3.2 de cette discussion générale). Chez les pollinisateurs, nous montrons également une perte des individus ayant des syndromes de traits extrêmes avec la conversion des paysages en cultures annuelles (Chapitre 3, figure 5). A partir de ces résultats, et sous l'hypothèse que la conversion des paysages en cultures annuelles et la destruction des habitats semi-naturels ne s'accélèrent pas, il est donc possible de prédire quelles espèces seront amenées à disparaître (en fonction des traits qu'elles portent) ainsi que les effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2008). En connaissance de cause, il serait possible d'optimiser la mise en place de mesures de conservation adaptées afin de s'affranchir de cette « dette d'extinction ».

## 5. Le rôle présent et passé des prairies dans les milieux agricoles

### 5.1 Préserver la diversité fonctionnelle en milieux agricoles

Le rôle des prairies comme support de biodiversité dans les milieux agricoles est largement reconnu (e.g. Garibaldi *et al.* 2011 ; Tschardtke *et al.* 2012 ; Clough *et al.* 2014 ; Newbold *et al.* 2016). De par leur stabilité et la diversité des ressources alimentaires qu'ils fournissent, ces habitats constituent des zones refuges pour différents organismes (e.g. Tschardtke & Brandl 2004 ; Kremen *et al.* 2007 ; Deraison *et al.* 2015b). Nos résultats sous-tendent cette idée puisque nous montrons dans les chapitres 1 et 3 un effet positif de la quantité de prairies dans le paysage sur la diversité fonctionnelle des traits liés à l'acquisition des ressources, ce qui pourrait permettre de maintenir des services écosystémiques importants dans les paysages agricoles (e.g. recyclage de la matière organique par les criquets, Deraison *et al.* 2015b ; pollinisation, Hoehn *et al.* 2008) (voir point 4.2 de cette discussion générale). Ce travail de



thèse souligne l'importance de maintenir des prairies, composées de communautés de plantes fonctionnellement diverses, pour la conservation de la biodiversité dans les milieux agricoles.

Fort de ce constat, la mise en place de mesures visant à réintroduire des prairies dans les milieux agricoles (e.g. MAE) aura donc des effets bénéfiques sur la biodiversité qu'ils abritent et permettra la préservation d'importants services écosystémiques dans ces milieux (e.g. Carvell *et al.* 2007; Scheper *et al.* 2014). Les effets positifs de ces mesures sur la biodiversité ont été reportés dans de nombreuses études (e.g. Bengtsson *et al.* 2005; Garibaldi *et al.* 2011; Kleijn *et al.* 2006). Dans le Chapitre 4, nous montrons un effet positif de la quantité de parcelles en MAE dans le paysage sur la diversité fonctionnelle des communautés de plantes locales. Cependant, l'efficacité des MAE dépend du contexte paysager (Chapitre 4, voir aussi Concepción *et al.* 2008) et est conditionnée par les facteurs locaux. Par ailleurs, bien que nous n'ayons pas testé l'effet direct des MAE sur les communautés animales, nous montrons dans le chapitre 1 que la présence passée de prairies temporaires a un effet négatif sur la diversité fonctionnelle multitrophique en prairie. Les prairies semées constituent des habitats attractifs dans les paysages agricoles perturbés et accueillent des communautés particulièrement diverses. Cependant, les prairies semées sont incluses dans les rotations culturales et sont donc régulièrement labourées (tous les 3 à 5 ans dans notre site d'étude). Ces prairies ayant pu « accumuler » des communautés diverses au cours du temps, leur labour aura des effets particulièrement néfastes sur le maintien de la biodiversité et les services qui lui sont associés, si des mesures adéquates de compensation ne sont pas mises en place.

Ainsi, notre étude souligne l'importance d'une réflexion quant à la mise en place de mesures de conservation de la biodiversité dans les milieux agricoles. Notamment, nous montrons que le maintien de communautés de plantes locales diverses en prairie ne compense pas les effets délétères de la conversion passée des paysages en culture annuelle sur la diversité des communautés de pollinisateurs, si un certain seuil de surface en prairie n'est pas maintenu dans le paysage (Chapitre 3). Un intérêt particulier devrait être porté au devenir des parcelles en MAE afin de s'acquitter des « dettes d'extinction » et de maintenir la biodiversité ainsi que les services futurs dans les milieux agricoles. Par ailleurs, notre étude montre que la quantité de prairies nécessaire dans les paysages agricoles pour restaurer la biodiversité dans ces milieux doit être supérieure à 30% et que l'âge de ces prairies doit être de 10 ans au minimum, ce qui paraît totalement anachronique dans les systèmes agricoles intensifs actuels. Les effets néfastes de l'intensification agricole à longs termes sur la biodiversité, et le

---

maintien de services importants, pourraient pourtant être contrés par une augmentation significative et stable de la quantité de prairie dans le paysage ainsi que par la mise en place d'une agriculture diversifiée (voir point 4.2 de cette discussion générale). Enfin, des travaux scientifiques restent à mener pour savoir si l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale des milieux agricoles (en termes de composition et de configuration) peut compenser en partie la perte historique des prairies permanentes en paysage de grandes cultures (Fahrig *et al.* 2011).

## 5.2 Multifonctionnalité des prairies au sein des paysages agricoles

Un grand nombre d'expérimentations ont mis en évidence une relation positive entre la biodiversité et le fonctionnement d'un écosystème (Cardinale *et al.* 2012; Naeem, Duffy & Zavaleta 2012). Cependant, la plupart de ces études considèrent un groupe taxonomique en particulier, associé à une fonction bien particulière, ignorant ainsi les synergies et les interactions qui peuvent exister entre plusieurs groupes taxonomiques au sein des communautés naturelles (Duffy *et al.* 2007; Balvanera *et al.* 2014). Il existe par exemple des synergies entre diversité des plantes et diversité des microorganismes du sol qui vont accélérer le recyclage de la matière organique (Jing *et al.* 2015). A l'inverse, la diversité des plantes et des herbivores peut avoir des effets antagonistes sur la production de biomasse (Deraison *et al.* 2015b). Les conséquences des pertes en biodiversité à travers différents niveaux trophiques sur la capacité d'un écosystème à assurer simultanément plusieurs fonctions ou services (i.e. multifonctionnalité des écosystèmes, Maestre *et al.* 2012 ; Jing *et al.* 2015 ; Delgado-Baquerizo *et al.* 2016) demeurent donc largement inconnues.

Une étude récente propose d'étudier le lien entre la multifonctionnalité d'un écosystème et la diversité spécifique à travers plusieurs niveaux trophiques (Soliveres *et al.* 2016). Cette étude montre notamment que considérer la diversité spécifique de différents niveaux trophiques permet d'expliquer trois fois plus la multifonctionnalité des écosystèmes que lorsque l'on considère seulement la diversité spécifique des plantes, métrique classiquement utilisée dans les études sur les liens biodiversité-fonctionnement des écosystèmes. Une des perspectives de ce travail est d'appliquer une approche similaire, en faisant le lien entre la diversité fonctionnelle multitrophique et la multifonctionnalité des prairies et le paysage (Fig. 3).

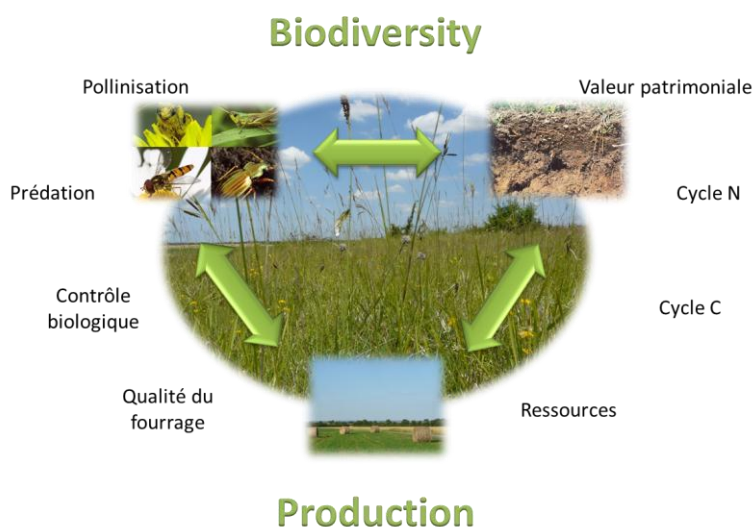


Figure 3. Illustration des différentes fonctions assurées par les prairies dans les milieux agricoles.

En se basant sur l'hypothèse qu'il existe un lien à l'échelle des communautés entre les traits impliqués dans la réponse des espèces aux facteurs environnementaux et les traits impliqués dans leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002; Suding & Goldstein 2008), il est possible d'établir une relation directe entre la diversité fonctionnelle et le fonctionnement des écosystèmes. En considérant simultanément plusieurs groupes taxonomiques associés à plusieurs fonctions, ces relations peuvent être de différents types (Fig. 4). Par ailleurs, l'intensification agricole locale, la composition et l'histoire du paysage vont moduler ces relations. En calculant la multifonctionnalité des prairies (i.e. nombres de services ou fonctions délivrées au-dessus d'un certain seuil, défini comme le pourcentage du maximum observé pour chaque service ; Byrnes *et al.* 2014), nous pourrions ainsi identifier les conditions environnementales et paysagères qui optimisent la provision simultanée de différents services ou fonctions au sein des prairies. Par ailleurs, nous pourrions étudier les compromis entre les différentes fonctions assurées par les prairies dans les milieux agricoles (Fig. 3).

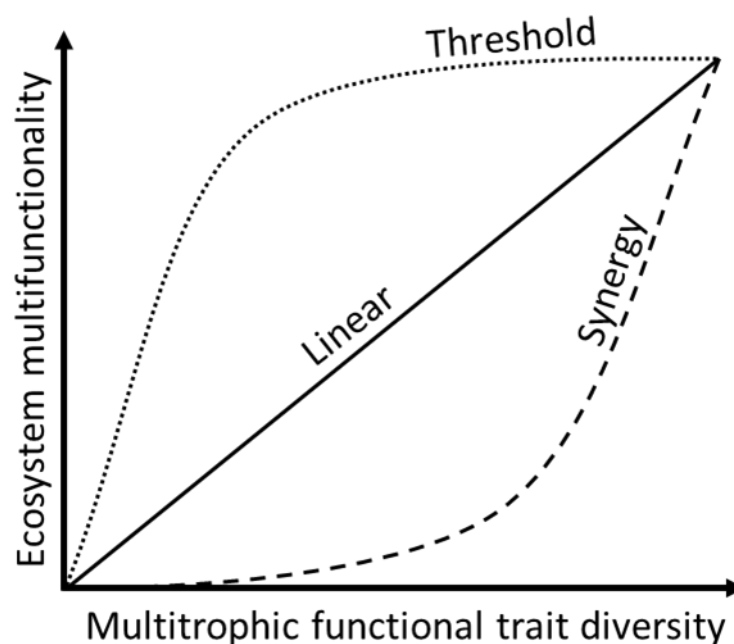


Figure 4. Effet de la diversité fonctionnelle multitrophique sur la multifonctionnalité des écosystèmes. Scénario *linear*, chaque espèce ou groupe taxonomique possède un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème ; Scénario *threshold*, un petit nombre d'espèces ou de groupes taxonomiques suffit pour maintenir les fonctions essentielles de l'écosystème ou la présence simultanée de plusieurs espèces ou groupes taxonomiques provoque des antagonismes entre fonctions; Scénario *synergy*: la présence simultanée de plusieurs espèces ou groupes taxonomiques va accélérer le fonctionnement des écosystèmes (i.e. mécanismes de complémentarité, facilitation).

Au cours de ma thèse, j'ai mis en place des méthodes afin d'estimer les services de pollinisation (Fig. 5 A) et de contrôle biologique (Fig. 5 B) au sein des 75 prairies suivies en 2014. De plus, nous avons estimé la productivité de chaque parcelle en récoltant chaque mois, entre février et août, la biomasse végétale dans cinq quadrats de 35 x 35 cm placés aléatoirement dans la parcelle. Ceci nous a ensuite permis de calculer le poids de matière sèche produite par jour, par mètre carré. Nous avons également déterminé la qualité du fourrage produit dans chacune des parcelles (digestibilité enzymatique, matières azotées, sucres solubles, cendres, contenu en C). Par ailleurs, nous avons estimé la quantité de

ressources florales au sein de chacune des prairies entre février et août, en mesurant la surface occupée par chaque espèce de plante en floraison dans les cinq quadrats de 35 x 35. Enfin, j'ai réalisé des entretiens auprès des exploitants afin d'obtenir des renseignements concernant les pratiques agricoles et la gestion de la parcelle. Ces données nous permettraient donc de calculer un indice de multifonctionnalité pour chacune des prairies, de faire le lien avec la diversité fonctionnelle multitrophique et d'identifier les conditions environnementales et paysagères qui optimisent cette multifonctionnalité.



**Figure 5.** Illustration de la méthode mise en place pour estimer (A) le service de pollinisation dans la parcelle. Des pots avec deux pieds de bleuets (phytomètres) ont été placés en bordure de parcelle afin d'estimer le service de pollinisation. Un des pieds de bleuets était ensaché dans une toile *insect-proof*. Le service de pollinisation a ensuite été estimé en comparant le nombre de graines produites par le pied de bleuet non ensaché et le pied témoin ensaché. (B) le service de contrôle biologique. Des cartes sur lesquelles des pucerons ont été déposés, laissés en place quatre jours dans la parcelle afin d'estimer le service de contrôle biologique dans la parcelle

D'autre part, tout au long de cette discussion, nous avons mis l'accent sur l'importance de s'élever dans les échelles spatiales et de s'intéresser non pas à un écosystème isolé mais plutôt à des métaécosystèmes. Dans l'idée que la réintroduction de prairies dans le paysage agricole permettrait d'améliorer le fonctionnement des agroécosystèmes et d'optimiser les services rendus par la biodiversité pour l'agriculture (voir point 5.1 de cette discussion générale), il serait intéressant de considérer les liens entre la diversité fonctionnelle multitrophique et la multifonctionnalité à l'échelle des paysages en entier (Pasari *et al.* 2013; van der Plas *et al.* 2016).

---

## 6. Conclusion

Ce travail de thèse participe à la compréhension de la réponse de la biodiversité face aux changements d'utilisation des terres. Nous avons réussi à intégrer dans notre démarche les trois défis proposés en introduction : (i) la prise en compte de processus de différentes échelles spatiales et temporelles ; (ii) considérer la réponse de différents groupes taxonomiques ; (iii) intégrer les interactions entre niveaux trophiques. D'autre part, les métriques développées dans ce travail nous ont permis d'examiner différents mécanismes par lesquels les changements d'utilisation des terres filtrent la biodiversité.

Une originalité de ce travail a été de chercher à produire une analyse globale intégrant un ensemble de taxons (les plantes, les criquets, les abeilles sauvages, les syrphes, les carabes, les araignées et les oiseaux), dans l'idée d'approcher la complexité des systèmes naturels et la recherche de compromis entre les fonctions que ces taxons remplissent. En s'affranchissant de la contingence des espèces, notre indice de diversité fonctionnelle multitrophique a permis de généraliser les effets des changements d'utilisation des terres à travers différents groupes taxonomiques. En considérant un set de traits reflétant des fonctions similaires pour différents groupes taxonomiques, notre approche fournit également des clés de lectures quant aux mécanismes par lesquels les changements d'utilisation des terres présente et passée filtre différentes facettes de la biodiversité. Bien que le choix de ces traits puisse être discutable ou perfectible, nous avons pu mettre en évidence l'importance des effets de la composition, de l'histoire et de la stabilité du paysage dans la structuration fonctionnelle des communautés en milieux agricoles. Ceci souligne la nécessité d'intégrer les processus ayant lieu à large échelle dans l'utilisation des approches fonctionnelles pour comprendre la diversité des communautés dans les milieux perturbés (Martins *et al.* 2014, Gámez-Virués *et al.* 2015). Bien que cette étude constitue une étude de cas appliquée aux milieux prairiaux dans les systèmes agricoles, cette démarche pourrait être généralisée à plus grande échelle et à différents types de milieux afin de comprendre les effets des changements globaux sur les communautés naturelles.

D'autre part, ce travail constitue une avancée dans l'étude des liens fonctionnels entre des communautés appartenant à différents niveaux trophiques. L'utilisation des traits fonctionnels a permis d'appréhender indirectement la complexité des relations trophiques et les liens effectifs entre ces interactions et l'abondance ou la diversité au sein d'un niveau trophique. Si nous avons appliqué cette approche aux herbivores et aux pollinisateurs, elle pourrait être élargie à d'autres niveaux trophiques, des communautés microbiennes aux

prédateurs. L'application des approches fonctionnelles à l'étude des interactions trophiques est récente et promet des avancées substantielles en écologie des communautés (Reiss *et al.* 2009; Lavorel *et al.* 2013; Coux *et al.* 2016). Ceci demandera cependant un effort particulier quant à l'identification des traits impliqués dans les interactions trophiques et de l'échelle à laquelle se font ces interactions (voir point 3 de cette discussion générale).

S'il en fallait une, notre étude apporte une nouvelle démonstration du rôle prépondérant des prairies dans le maintien de la biodiversité dans les milieux agricoles. Cependant, ce rôle est largement conditionné par la qualité de ces habitats et le contexte paysager passé et présent. En particulier, dans les paysages où les prairies ont été détruites, la réimplantation ou la restauration des prairies n'aura que peu d'effet si un soin particulier n'est pas porté à leur suivi, en termes de gestion et de durée de vie. L'étude de la multifonctionnalité des prairies, et la quantification de leur rôle dans le maintien de la biodiversité et des services dans les paysages agricoles qu'elle supporte constituent une perspective naturelle de ce travail, que nous serons amenés à développer prochainement.

« Voici encore des arbres et je connais leur rugueux, de l'eau et j'éprouve sa saveur. Ces parfums d'herbe et d'étoiles, la nuit, certains soirs où le cœur se détend, comment nierais-je ce monde dont j'éprouve la puissance et les forces ? Pourtant toute la science de cette terre ne me donnera rien qui puisse m'assurer que ce monde est à moi. Vous me le décrivez et vous m'apprenez à le classer. Vous énumérez ses lois et dans ma soif de savoir je consens qu'elles soient vraies. Vous démontez son mécanisme et mon espoir s'accroît. Au terme dernier, vous m'apprenez que cet univers prestigieux et bariolé se réduit à l'atome et que l'atome lui-même se réduit à l'électron. Tout ceci est bon et j'attends que vous continuiez. Mais vous me parlez d'un invisible système planétaire où des électrons gravitent autour d'un noyau. Vous m'expliquez ce monde avec une image. Je reconnais alors que vous en êtes venus à la poésie: je ne connaîtrai jamais. Ai-je le temps de m'en indigner? Vous avez déjà changé de théorie. Ainsi cette science qui devait tout m'apprendre finit dans l'hypothèse, cette lucidité sombre dans la métaphore, cette incertitude se résout en œuvre d'art. Qu'avais-je besoin de tant d'efforts ? Les lignes douces de ces collines et la main du soir sur ce cœur agité m'en apprennent bien plus. Je suis revenu à mon commencement. Je comprends que si je puis par la science saisir les phénomènes et les énumérer, je ne puis pour autant appréhender le monde. Quand j'aurais suivi du doigt son relief tout entier, je n'en saurais pas plus. Et vous me donnez à choisir entre une description qui est certaine, mais qui ne m'apprend rien, et des hypothèses qui prétendent m'enseigner, mais qui ne sont point certaines. Etranger à moi-même et à ce monde, armé pour tout secours d'une pensée qui se nie elle-même dès qu'elle affirme, quelle est cette condition où je ne puis avoir la paix qu'en refusant de savoir et de vivre, où l'appétit de conquête se heurte à des murs qui défient ses assauts? Vouloir, c'est susciter les paradoxes. Tout est ordonné pour que prenne naissance cette paix empoisonnée que donnent l'insouciance, le sommeil du cœur ou les renoncements mortels. »

A. Camus





# BIBLIOGRAPHIE

---

- Abdollahi, L., Schjøning, P., Elmholt, S. & Munkholm, L.J. (2014) The effects of organic matter application and intensive tillage and traffic on soil structure formation and stability. *Soil and Tillage Research*, **136**, 28–37.
- Ackerly, D. (2004) Functional Strategies of Chaparral Shrubs in Relation to Seasonal Water Deficit and Disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25–44.
- Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, **10**, 135–145.
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L. & Aizen, M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology letters*, **9**, 968–980.
- Ali, J.G. & Agrawal, A.A. (2012) Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in plant science*, **17**, 293–302.
- Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C.F., Prati, D., Gossner, M.M., Tschardtke, T. et al. (2014) Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 308–313.
- Andren, H. (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 355–366.
- Badenhausser, I., Amouroux, A., Lerin, J. & Bretagnolle, V. (2009) Acridid (Orthoptera: Acrididae) abundance in Western European Grasslands: sampling methodology and temporal fluctuations. *Journal of Applied Ecology*, **133**, 720–732.
- Badenhausser, I. (2012) Estimation d'abondance des criquets (Orthoptera : *Acrididae*) dans les écosystèmes prairiaux. *Annales de la société entomologique de France*, **48**, 397–406.
- Badenhausser, I., Gross, N., Cordeau, S., Bruneteau, L., & Vandier, M. (2015) Enhancing grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities in sown margin strips: the role of plant diversity and identity. *Arthropod-Plant Interactions*, **9**, 333–346.
- Baguette, M., Legrand, D., Fréville, H., Van Dyck, H., Ducatez, S. et al. (2012) Evolutionary ecology of dispersal in fragmented landscape. *Dispersal ecology and evolution*, 381–391.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, S.P., Potts, S.G. & Bouget, C. (2014) Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and evolution*, **4**, 370–380.

- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A. et al. (2014) Linking biodiversity and ecosystem services: current uncertainties and the necessary next steps. *BioScience*, **64**, 49–57.
- Barbaro, L., Rusch, A., Muiruri, E.W., Gravelier, B., Thiery, D. & Castagnyrol, B. (2016) Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*.
- Barberi, P., Burgio, G., Dinelli, G., Moonen, A.C., Otto, S., Vazzana, C. et al. (2010) Functional biodiversity in the agricultural landscape: relationships between weeds and arthropod fauna. *Weed Research*, **50**, 388–401.
- Bartomeus, I., Gravel, D., Tylianakis, J.M., Aizen, M.A., Dickie, I.A. & Bernard-Verdier, M. (2016) A common framework for identifying linkage rules across different types of interactions. *Functional Ecology*.
- Bascompte, J. & Solé, R.V. (1998) Effects of habitat destruction in a prey–predator metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, **195**, 383–393.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, **312**, 431–433.
- Batáry, P., Dicks, L.V., Kleijn, D. & Sutherland, W.J. (2015) The role of agri-environment schemes in conservation and environmental management. *Conservation biology*, **29**, 1006–1016.
- Baude, M., Kunin, W.E., Boatman, N.D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M.A., Morton, R.D., Smart, S.M. & Memmott, J. (2016) Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, **530**, 85–88.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. & WEIBULL, A.-C. (2005) The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of applied ecology*, **42**, 261–269.
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L. & Crick, H.Q. (2002) Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 673–687.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 182–188.
- Berendse, F. (1982) Competition between plant populations with different rooting depths. *Oecologia*, **53**, 50–55.
- Bernays, E.A., Jarzembowski, E.A. & Malcolm, S.B. (1991) Evolution of insect morphology in relation to plants [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **333**, 257–264.

- Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D. et al. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, **15**, 740–747.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I. et al. (2008) Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 141–150.
- Birkhofer, K., Fließbach, A., Wise, D. H., & Scheu, S. (2008) Generalist predators in organically and conventionally managed grass-clover fields: implications for conservation biological control. *Annals of Applied Biology*, **2**, 271–280.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. & Enquist, B.J. (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 595–609.
- Blüthgen, N., Simons, N.K., Jung, K., Prati, D., Renner, S.C., Boch, S. et al. (2016) Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nature communications*, **7**.
- Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Pöyry, J., Roberts, S.P. et al. (2010) Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20092221.
- Bonneuil, C. & Fressoz, J.-B. (2016) *L'événement Anthropocène: La Terre, L'histoire et Nous*. Points.
- Borer, E.T., Seabloom, E.W. & Tilman, D. (2012) Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecology letters*, **15**, 1457–1464.
- Bretagnolle, V., Villers, A., Denonfoux, L., Cornulier, T., Inchausti, P. & Badenhausser, I. (2011) Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*, **153**, 4–13.
- Bretagnolle, V. & Gaba, S. (2015) Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **35**, 891–909.
- Brooker, R.W. (2006) Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, **171**, 271–284.
- Brown, A.W.A. & others. (1958) Insecticide resistance in arthropods. *Insecticide resistance in arthropods*
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Burton, O.J., Phillips, B.L. & Travis, J.M. (2010) Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecology Letters*, **13**, 1210–1220.

- Byrnes, J.E., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J.S., Griffin, J.N., Hector, A. et al. (2014) Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 111–124.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P. et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Cariveau, D.P., Nayak, G.K., Bartomeus, I., Zientek, J., Ascher, J.S., Gibbs, J. et al. (2016) The Allometry of Bee Proboscis Length and Its Uses in Ecology. *PloS one*, **11**, e0151482.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. & Palmer, T.M. (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, **1**, e1400253.
- Chappell, M.A. & Whitman, D.W. (1990) *Grasshopper thermoregulation*. Wiley, New York.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J. & Kremen, C. (2011) A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters*, **14**, 922–932.
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489–498.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343–366.
- Clements, F.E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Clough, Y., Ekroos, J., Báldi, A., Batáry, P., Bommarco, R., Gross, N. et al. (2014) Density of insect-pollinated grassland plants decreases with increasing surrounding land-use intensity. *Ecology letters*, **17**, 1168–1177.
- Concepción, E.D., Díaz, M. & Baquero, R.A. (2008) Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology*, **23**, 135–148.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batary, P., Clough, Y. et al. (2012) Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 695–705.
- Concepción, E.D., Götzenberger, L., Nobis, M.P., Bello, F., Obrist, M.K. & Moretti, M. (2016) Contrasting trait assembly patterns in plant and bird communities along environmental and human-induced land-use gradients. *Ecography*.
- Conrad, K.F., Willson, K.H., Whitfield, K., Harvey, I.F., Thomas, C.J. & Sherratt, T.N. (2002) Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography*, **25**, 439–445.

- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E. et al. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109–126.
- Costanza, R., d’Arge, R., De Groot, R., Faber, S., Grasso, M., Hannon, B. et al. (1997) The value of the world’s ecosystem services and natural capital.
- Coux, C., Rader, R., Bartomeus, I. & Tylianakis, J.M. (2016) Linking species functional roles to their network roles. *Ecology letters*, **19**, 762–770.
- Cramp, S. (1977-94) *Birds of the Western Palaearctic*. Oxford University Press, Oxford.
- Cunha, I. & Planas, M. (1999) Optimal prey size for early turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) based on mouth and ingested prey size. *Aquaculture*, **175**, 103–110.
- Cussans, J., Goulson, D., Sanderson, R., Goffe, L., Darvill, B. & Osborne, J.L. (2010) Two bee-pollinated plant species show higher seed production when grown in gardens compared to arable farmland. *PLoS One*, **5**, e11753.
- Darwin, C. (1962) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life by Means of Natural Selection, Or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life And, the Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Modern library.
- Darwin, C. & Wallace, A. (1858) On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, **3**, 45–62.
- DeFries, R.S., Foley, J.A. & Asner, G.P. (2004) Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 249–257.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D. et al. (2016) Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature communications*, **7**.
- Deraison, H., Badenhauer, I., Börger, L. & Gross, N. (2015a) Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass: an experimental test using grasshoppers. *Functional Ecology*, **29**, 650–661.
- Deraison, H., Badenhauer, I., Loeuille, N., Scherber, C. & Gross, N. (2015b) Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecology letters*, **18**, 1346–1355.
- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507–514.

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W. et al. (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 15–25.
- Diamond, J.M. (1975) *Assembly of Species Communities*. In: Cody, M.L. and Diamond, J.M. (Eds), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, pp. 342–444.
- Díaz, S. & Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation Science*, 463–474.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, **9**, 113–122.
- Díaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. h. c., Jalili, A. et al. (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S. et al. (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**, 167–171.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20684–20689.
- Didham, R.K., Leather, S.R. & Basset, Y. (2016) Circle the bandwagons—challenges mount against the theoretical foundations of applied functional trait and ecosystem service research. *Insect Conservation and Diversity*, **9**, 1–3.
- Diekötter, T., Kadoya, T., Peter, F., Wolters, V. & Jauker, F. (2010) Oilseed rape crops distort plant–pollinator interactions. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 209–214.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J. & Collen, B. (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, **345**, 401–406.
- Donald, P.F., Green, R.E. & Heath, M.F. (2001) Agricultural intensification and the collapse of Europe’s farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **268**, 25–29.
- Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M. L., Pointereau, P., Terres, J. M., & Jiguet, F. (2010) Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. *Journal of Applied Ecology*, **6**, 1348–1356.
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E. & Loreau, M. (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology letters*, **10**, 522–538.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 169–175.
- Dussol, A.-M., Hilal, M. & Kroll, J.-C. (2003) 30 ans de PAC: plus de grandes cultures, moins de fourrages, autant de disparités géographiques. *Agreste Cahiers*, **3**, 27–33.

- Ehrlén, J. & Eriksson, O. (2000) Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, **81**, 1667–1674.
- Ekroos, J., Rundlöf, M., & Smith, H. G. (2013) Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape ecology*, **7**, 1283-1292.
- Elton, C.S. (1927) The nature and origin of soil-polygons in Spitsbergen. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **83**, 163–NP.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A. et al. (2015) Chapter Nine-Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. *Advances in Ecological Research*, **52**, 249–318.
- Eskenazi, B., Bradman, A. & Castorina, R. (1999) Exposures of children to organophosphate pesticides and their potential adverse health effects. *Environmental health perspectives*, **107**, 409.
- Evans, M. E. G., & Forsythe, T. G. (1985) Feeding mechanisms, and their variation in form, of some adult ground-beetles (Coleoptera: Caraboidea). *Journal of Zoology*, **1**, 113-143.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., Pearse, W.D., Lefebvre, V., Rosa, I., Carreiras, J. et al. (2013) Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology letters*, **16**, 1221–1233.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 487–515.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J. et al. (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, **14**, 101–112.
- Flynn, D.F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B. et al. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, **12**, 22–33.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R. et al. (2005) Global consequences of land use. *science*, **309**, 570–574.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J. & Loreau, M. (2005) Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, **4**, e1.
- Fontaine, C., Collin, C.L. & Dajoz, I. (2008) Generalist foraging of pollinators: diet expansion at high density. *Journal of Ecology*, **96**, 1002–1010.
- Forsythe, T. G. (1982) Feeding mechanisms of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 26-73.



- Forsythe, T. G. (1983) Locomotion in ground beetles (Coleoptera Carabidae): an interpretation of leg structure in functional terms. *Journal of zoology*, **4**, 493–507.
- Fukami, T. (2004) Assembly history interacts with ecosystem size to influence species diversity. *Ecology*, **85**, 3234–3242.
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R. & Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**, 1283–1290.
- Funk, J.L. & Wolf, A.A. (2016) Testing the trait-based community framework: do functional traits predict competitive outcomes? *Ecology*.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C. et al. (2015) Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **282**, 20142620.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H. et al. (2015) Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications*, **6**.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A. et al. (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology letters*, **12**, 561–582.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A. et al. (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology letters*, **14**, 1062–1072.
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A. et al. (2015) Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1436–1444.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M. et al. (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, **351**, 388–391.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M. et al. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B. et al. (2010) Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 97–105.
- Gerhold, P., Price, J.N., Püssa, K., Kalamees, R., Aher, K., Kaasik, A. et al. (2013) Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 843–852.

- Gilbert, F. S. (1981) Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, **3**, 245-262.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A. et al. (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**, 111–127.
- Gough, L., Osenberg, C.W., Gross, K.L. & Collins, S.L. (2000) Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, **89**, 428–439.
- Gravel, D., Albouy, C. & Thuiller, W. (2016) The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **371**, 20150268.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589–596.
- Griffon, M. (2006) *Nourrir La Planète*. Odile Jacob.
- Grime, J.P. (1965) Comparative experiments as a key to the ecology of flowering plants. *Ecology*, **46**, 513–515.
- Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**, 344–347.
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26–31.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169–1194.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. et al. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259–281.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427–433.
- Gross, N., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2007) Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 289–300.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009) Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, **23**, 1167–1178.

- Gross, N., Liancourt, P., Choler, P., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2010) Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 9–19.
- Gross, N., Börger, L., Duncan, Richard, P. & Hulme, Philip, E. (2013) Functional differences between alien and native species: do biotic interactions determine the functional structure of highly invaded grasslands? *Functional Ecology*, epub ahead of print.
- Guerra, P.A. (2011) Evaluating the life-history trade-off between dispersal capability and reproduction in wing dimorphic insects: a meta-analysis. *Biological Reviews*, **86**, 813–835.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M. & Tilman, D. (2009) Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, **12**, 1029–1039.
- Hails, R.S. (2002) Assessing the risks associated with new agricultural practices. *Nature*, **418**, 685–688.
- Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P.V., Helfman, G.S. & Jones, E.B.D. (1998) Stream biodiversity: the ghost of land use past. *Proceedings of the national academy of sciences*, **95**, 14843–14847.
- Harrison, R. G. (1980) Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95–118.
- Hein, A.M., Hou, C. & Gillooly, J.F. (2012) Energetic and biomechanical constraints on animal migration distance. *Ecology letters*, **15**, 104–110.
- Haenke, S., Kovács-Hostyánszki, A., Fründ, J., Batáry, P., Jauker, B., Tschardt, T. et al. (2014) Landscape configuration of crops and hedgerows drives local syrphid fly abundance. *Journal of applied ecology*, **51**, 505–513.
- Henckel, L., Börger, L., Meiss, H., Gaba, S. & Bretagnolle, V. (2015) Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proc. R. Soc. B*, p. 20150002. The Royal Society.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J.-F., Aupinel, P. et al. (2012) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, **336**, 348–350.
- Henry, M., Cerrutti, N., Aupinel, P., Decourtye, A., Gayrard, M., Odoux, J.-F. et al. (2015) Reconciling laboratory and field assessments of neonicotinoid toxicity to honeybees. *Proc. R. Soc. B*, p. 20152110. The Royal Society.
- Hillebrand, H. & Blenckner, T. (2002) Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia*, **132**, 479–491.
- Hillebrand, H., Borer, E.T., Bracken, M.E., Cardinale, B.J., Cebrian, J., Cleland, E.E. et al. (2009) Herbivore metabolism and stoichiometry each constrain herbivory at different organizational scales across ecosystems. *Ecology Letters*, **12**, 516–527.

- Hinsley, S.A. & Bellamy, P.E. (2000) The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: a review. *Journal of environmental management*, **60**, 33–49.
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M. & Steffan-Dewenter, I. (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**, 2283–2291.
- Holt, R.D. (1996) Food webs in space: an island biogeographic perspective. *Food webs*, pp. 313–323. Springer.
- Holt, R.D. (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology*, **89**, 671–681.
- Holzschuh, A., Dormann, C.F., Tschardtke, T. & Steffan-Dewenter, I. (2011) Expansion of mass-flowering crops leads to transient pollinator dilution and reduced wild plant pollination. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20110268.
- Holzschuh, A., Dainese, M., González-Varo, J.P., Mudri-Stojnić, S., Riedinger, V., Rundlöf, M. et al. (2016) Mass-flowering crops dilute pollinator abundance in agricultural landscapes across Europe. *Ecology Letters*, **19**, 1228–1236.
- Hopkins, A. & Holz, B. (2006) Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality. *Agronomy Research*, **4**, 3–20.
- Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, **75**, 3–35.
- Hooper, D.U. & Dukes, J.S. (2004) Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters*, **7**, 95–105.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press.
- Huston, M.A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**, 449–460.
- Huston, M.A., Aarssen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., Garnier, E. et al. (2000) No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**, 1255–1255.
- Hutchinson, G.E. (1957) Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, **22**, 415–427.
- Ibanez, S., Lavorel, S., Puijalón, S. & Moretti, M. (2013a) Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Functional Ecology*, **27**, 479–489.
- Ives, A.R. & Carpenter, S.R. (2007) Stability and diversity of ecosystems. *science*, **317**, 58–62.

Jeangros, B., Thomet, P., Lüscher, A., Kessler, W., Huguenin, O., Lobsiger, M. et al. (2004) Multi-functionality of grassland systems in Switzerland. *Land use systems in grassland dominated regions. Proceedings of the 20th General Meeting of the European Grassland Federation, Luzern, Switzerland, 21-24 June 2004.*, pp. 11–23. vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zurich.

Jing, X., Sanders, N.J., Shi, Y., Chu, H., Classen, A.T., Zhao, K. et al. (2015) The links between ecosystem multifunctionality and above-and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature communications*, **6**.

Jonsson, T., Cohen, J.E. & Carpenter, S.R. (2005) Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. *Advances in ecological research*, **36**, 1–84.

Kaiser, H.F. (1958) The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, **23**, 187–200.

Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.

Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A. et al. (2012) More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology letters*, **15**, 291–300.

Keymer, J.E., Marquet, P.A., Velasco-Hernández, J.X. & Levin, S.A. (2000) Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *The American Naturalist*, **156**, 478–494.

Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J. de, Fernández, F. et al. (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology letters*, **9**, 243–254.

Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y. et al. (2009) On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **276**, 903–909.

Kleijn, D. & Sutherland, W.J. (2003) How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of applied ecology*, **40**, 947–969.

Korhonen, J.J., Soininen, J. & Hillebrand, H. (2010) A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology*, **91**, 508–517.

Kormann, U., Rösch, V., Batáry, P., Tschardtke, T., Orci, K.M., Samu, F. et al. (2015) Local and landscape management drive trait-mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, **21**, 1204–1217.

Kotze DJ, Niemela J, O'Hara RB, Turin H (2003) Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography*, **26**, 553–566.

- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M. et al. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology letters*, **13**, 597–605.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R. et al. (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, **10**, 299–314.
- Kritsky, G. (1991) Darwin's Madagascan hawk moth prediction. *American Entomologist*, **37**, 206–210.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C. et al. (2016) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, **529**, 204–207.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., et al. (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 564–571.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Laliberté, E. & Tylianakis, J.M. (2012) Cascading effects of long-term land-use changes on plant traits and ecosystem functioning. *Ecology*, **93**, 145–155.
- Laliberte, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C. et al. (2010) Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology letters*, **13**, 76–86.
- Lamanna, C., Blonder, B., Violle, C., Kraft, N.J., Sandel, B., Šímová, I. et al. (2014) Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 13745–13750.
- Larsen, T.H., Williams, N.M. & Kremen, C. (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology letters*, **8**, 538–547.
- Laughlin, D.C. & Messier, J. (2015) Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 487–496.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474–478.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S. et al. (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 149–164. Springer.

- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., Bello, F., Berg, M.P., Roux, X. et al. (2013) A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 942–948.
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E. et al. (2009) *Agriculture et Biodiversité. Valoriser Les Synergies*. Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement durable, et de l'Aménagement du Territoire.
- Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J.N., Eisenhauer, N. et al. (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature communications*, **6**.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F. et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Lemaire, G., Wilkins, R. & Hodgson, J. (2005) Challenges for grassland science: managing research priorities. *Agriculture, ecosystems & environment*, **108**, 99–108.
- Leps, J., De Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, **78**, 481–501.
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., & Metacommunity Working Group. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, **9**, 482-491.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press on Demand.
- Lovei GL, Sunderland KD (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, **41**, 231–256.
- MacArthur, R. H. (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, **4**, 599-619.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*, **101**, 377-385.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M. et al. (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, **335**, 214–218.
- Magrath, A., Laurance, W.F., Larrinaga, A.R. & Santamaria, L. (2014) Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology*, **28**, 1342–1348.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. & Villéger, S. (2015) How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 728–740.

- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S. et al. (2012) Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, **196**, 497–509.
- Marrec, R., Badenhauer, I., Bretagnolle, V., Börger, L., Roncoroni, M., Guillon, N. et al. (2015) Crop succession and habitat preferences drive the distribution and abundance of carabid beetles in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **199**, 282–289.
- Martenies, S.E. & Perry, M.J. (2013) Environmental and occupational pesticide exposure and human sperm parameters: a systematic review. *Toxicology*, **307**, 66–73.
- Martin, A.P. & Palumbi, S.R. (1993) Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **90**, 4087–4091.
- Martínez-García, L.B., Richardson, S.J., Tylianakis, J.M., Peltzer, D.A. & Dickie, I.A. (2015) Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*, **205**, 1565–1576.
- Martins, K.T., Gonzalez, A. & Lechowicz, M.J. (2015) Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **200**, 12–20.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.
- Mazzi, D. & Dorn, S. (2012) Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, **160**, 97–113.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Miguet, P., Gaucherel, C., & Bretagnolle, V. (2013) Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological modelling*, **266**, 10–18.
- Mitchell, M.G., Bennett, E.M. & Gonzalez, A. (2015) Strong and nonlinear effects of fragmentation on ecosystem service provision at multiple scales. *Environmental Research Letters*, **10**, 094014.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B. et al. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.
- Mittelbach, G.G. & Schemske, D.W. (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in ecology & evolution*, **30**, 241–247.



- Moretti, De Bello, Ibanez, Fontana, Pezzati, Dziock, Rixen et al. (2013) Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of environmental changes. *Journal of Vegetation Science*.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. & Mason, N.W. (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*, **6**, e17476.
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2002) Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, **4**, 420-426.
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, **5**, 544-557.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J.M. & Miller, T.E. (2003) Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, **103**, 618–626.
- Naeem, S. (1998) Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation biology*, **12**, 39–45.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M. et al. (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**, 734–737.
- Naeem, S., Duffy, J.E. & Zavaleta, E. (2012) The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, **336**, 1401–1406.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S. et al. (2016) Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, **353**, 288–291.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A. et al. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, **520**, 45–50.
- Paine, R.T. (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, **49**, 667–685.
- Parsa, S., Ccanto, R. & Rosenheim, J.A. (2011) Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, **21**, 539–546.
- Pasari, J.R., Levi, T., Zavaleta, E.S. & Tilman, D. (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 10219–10222.
- Patterson, B.D. (1983) Grasshopper mandibles and the niche variation hypothesis. *Evolution*, **37**, 375–388.
- Pawar, S. (2015) Chapter Eight-The Role of Body Size Variation in Community Assembly. *Advances in Ecological Research*, **52**, 201–248.
- Peach, W.J., Lovett, L.J., Wotton, S.R. & Jeffs, C. (2001) Countryside stewardship delivers cirl buntings (*Emberiza cirlus*) in Devon, UK. *Biological Conservation*, **101**, 361–373.

- Peralta, G., Frost, C.M., Rand, T.A., Didham, R.K. & Tylianakis, J.M. (2014) Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host–parasitoid food webs. *Ecology*, **95**, 1888–1896.
- Peres-Neto, P.R., Leibold, M.A. & Dray, S. (2012) Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. *Ecology*, **93**.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402–411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, **9**, 741–758.
- Petchey, O.L., Pontarp, M., Massie, T.M., Kéfi, S., Ozgul, A., Weilenmann, M. et al. (2015) The Ecological Forecast Horizon, and examples of its uses and determinants. *Ecology letters*, **18**, 597–611.
- Peters, R.H. (1986) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press.
- Pfester, H., Weiss, L., Müller, J., Boch, S., Socher, S.A., Prati, D. et al. (2013) Community mean traits as additional indicators to monitor effects of land-use intensity on grassland plant diversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 1–11.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N. et al. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, **344**, 1246752.
- van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K. et al. (2016) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality (vol 113, pg 3557, 2016). *Proceedings of the national academy of sciences of the united states of america*, **113**, E2549–E2549.
- van der Plas, F., Anderson, T.M. & Olf, H. (2012) Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology*, **93**, 836–846.
- Podgaiski, L. R., Joner, F., Lavorel, S., Moretti, M., Ibanez, S., Mendonça Jr, M. D. S., & Pillar, V. D. (2013) Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. *PLoS one*, **3**, e60207.
- Poorter, H. & Garnier, E. (1999) Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology*, **20**, 81–120.
- Porter, J., Costanza, R., Sandhu, H., Sigsgaard, L. & Wratten, S. (2009) The value of producing food, energy, and ecosystem services within an agro-ecosystem. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **38**, 186–193.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O. & Kunin, W.E. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, **25**, 345–353.

- Purschke, O., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Römermann, C., Durka, W. et al. (2014) Interactive effects of landscape history and current management on dispersal trait diversity in grassland plant communities. *Journal of Ecology*, **102**, 437–446.
- Quantum, G.I.S. (2013) Development Team, 2012. Quantum GIS geographic information system. Open source geospatial foundation project. *Free Software Foundation, India*.
- Quétier, F., Thébault, A. & Lavorel, S. (2007) Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, **77**, 33–52.
- Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J.M. & Laliberté, E. (2014) The winners and losers of land use intensification: pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Diversity and Distributions*, **20**, 908–917.
- Raunkiaer, C. & others. (1934) The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer. *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. et al. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955–1969.
- Reinhardt, K., Köhler, G., Maas, S. & Detzel, P. (2005) Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany. *Ecography*, **28**, 593–602.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 505–514.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology*, **39**, 157–176.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 231–253.
- Roscher, C., Schumacher, J., Lipowsky, A., Gubsch, M., Weigelt, A., Pompe, S. et al. (2013) A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity–productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **15**, 139–149.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardt, T. & Thies, C. (2005) The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 873–882.
- Rundlöf, M., Andersson, G.K., Bommarco, R., Fries, I., Hederström, V., Herbertsson, L. et al. (2015) Seed coating with a neonicotinoid insecticide negatively affects wild bees. *Nature*, **521**, 77–80.

- Rusch, A., Bommarco, R., Jonsson, M., Smith, H.G. & Ekbom, B. (2013) Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 345–354.
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H. G., & Ekbom, B. (2015) Predator body sizes and habitat preferences predict predation rates in an agroecosystem. *Basic and Applied Ecology*, **3**, 250–259.
- Rzanny, M., Kuu, A. & Voigt, W. (2012) Bottom–up and top–down forces structuring consumer communities in an experimental grassland. *Oikos*, no–no.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R. et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, **287**, 1770–1774.
- Sala, O.E., Golluscio, R., Lauenroth, W.K. & Soriano, A. (1989) Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia*, **81**, 501–505.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R. et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, **287**, 1770–1774.
- Sánchez-Bayo, F. (2014) The trouble with neonicotinoids. *Science*, **346**, 806–807.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V. & ter Braak, C.J.F. (2008) Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, **89**, 782–794.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M. et al. (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553–556.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., Wingerden, W. van, Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M. et al. (2005) Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1129–1139.
- Sekar, S. (2012) A meta-analysis of the traits affecting dispersal ability in butterflies: can wingspan be used as a proxy? *Journal of Animal Ecology*, **81**, 174–184.
- Shipley, B., Vile, D. & Garnier, É. (2006) From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *science*, **314**, 812–814.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C. & Reich, P.B. (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, **180**, 923–931.
- Simonis, J.L. & Ellis, J.C. (2014) Bathing birds bias  $\beta$ -diversity: Frequent dispersal by gulls homogenizes fauna in a rock-pool metacommunity. *Ecology*, **95**, 1545–1555.
- Söderström, B.O. & Pärt, T. (2000) Influence of landscape scale on farmland birds breeding in semi-natural pastures. *Conservation Biology*, **14**, 522–533.

- Soliveres, S., van der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M.M., Renner, S.C. et al. (2016) Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*.
- Spasojevic, M.J., Copeland, S. & Suding, K.N. (2014) Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography*, **37**, 939–949.
- Spehn, E.M., Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Bazeley-White, E. et al. (2005) Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological monographs*, **75**, 37–63.
- Spitz, J., Ridoux, V. & Brind'Amour, A. (2014) Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey–predator relationships. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 1137–1148.
- Srivastava, D.S. & Vellend, M. (2005) Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 267–294.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O. & Ludwig, C. (2015) The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration. *The Anthropocene Review*, **2**, 81–98.
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P. & McNeill, J. (2011) The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **369**, 842–867.
- Stephen, W.P. & Rao, S. (2005) Unscented color traps for non-Apis bees (Hymenoptera: Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **78**, 373–380.
- Stevens, V.M., Whitmee, S., Galliard, L., Clobert, J., Böhning-Gaese, K., Bonte, D. et al. (2014) A comparative analysis of dispersal syndromes in terrestrial and semi-terrestrial animals. *Ecology letters*, **17**, 1039–1052.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., Van Doorn, A. et al. (2009) Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe—a review. *Journal of environmental management*, **91**, 22–46.
- Suding, K., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003) Relationships among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, **84**, 1–16.
- Suding, K.N., Collins, S.L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E., Gross, K.L. et al. (2005) Functional-and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 4387–4392.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E. et al. (2008) Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.

- Suttle, K.B., Thomsen, M.A. & Power, M.E. (2007) Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *science*, **315**, 640–642.
- Thenail, C., Joannon, A., Capitaine, M., Souchère, V., Mignolet, C., Schermann, N. et al. (2009) The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture, ecosystems & environment*, **131**, 207–219.
- Thiele H-U (1977) *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behaviour*. Springer-Verlag., Berlin.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L. et al. (2012) Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in ecology & evolution*, **27**, 689–697.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65–66.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1996) Biodiversity and stability in grasslands. *Ecosystem Management*, pp. 3–7. Springer.
- Tilman, D. (1997) Biodiversity and ecosystem functioning. *Nature's Services: societal dependence on natural ecosystems*, 93–112.
- Tilman, D. (1999) Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 5995–6000.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. & Polasky, S. (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, **418**, 671–677.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Reviews in Entomology*, **49**, 405–430.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, **8**, 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batary, P. et al. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.
- Turner, M.G. (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171–197.
- Tylianakis, J.M. (2013) Pollination decline in context—response. *Science*, **340**, 924–925.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, **11**, 1351–1363.

- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, **143**, 2270–2279.
- Uchida, K. & Ushimaru, A. (2014) Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. *Ecological Monographs*, **84**, 637–658.
- Uvarov, B. (1977) *Grasshoppers and Locusts. A Handbook of General Acridology. Volume 2. Behaviour, Ecology, Biogeography, Population Dynamics*. Centre for Overseas Pest Research.
- Uthes, S. & Matzdorf, B. (2013) Studies on agri-environmental measures: a survey of the literature. *Environmental management*, **51**, 251–266.
- Valencia, E., Maestre, F.T., Bagousse-Pinguet, L., Quero, J.L., Tamme, R., Börger, L. et al. (2015) Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, **206**, 660–671.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. & Schellhorn, N. (2010) Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. *Landscape ecology*, **25**, 509–518.
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F. et al. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2921–2947.
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M. & Baudry, J. (2013) The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, ecosystems & environment*, **166**, 3–14.
- Venail, P.A., MacLean, R.C., Bouvier, T., Brockhurst, M.A., Hochberg, M.E. & Mouquet, N. (2008) Diversity and productivity peak at intermediate dispersal rate in evolving metacommunities. *Nature*, **452**, 210–214.
- Vickery, J.A., Tallowin, J.R., Feber, R.E., Asteraki, E.J., Atkinson, P.W., Fuller et al. (2001) The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 647–664.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et al. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. & Kattge, J. (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 13690–13696.
- Voigt, W., Perner, J. & Hefin Jones, T. (2007) Using functional groups to investigate community response to environmental changes: two grassland case studies. *Global Change Biology*, **13**, 1710–1721.

- WallisDeVries, M.F., Poschlod, P. & Willems, J.H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*, **104**, 265–273.
- Warming, E. & Vahl, M. (1909) *Oecology of Plants: An Introduction to the Study of Plant Communities*. Clarendon. Oxford.
- Watson, D. (2012) *Pesticide Management and Insecticide Resistance*. Elsevier.
- Wearn, O.R., Reuman, D.C. & Ewers, R.M. (2012) Extinction debt and windows of conservation opportunity in the Brazilian Amazon. *Science*, **337**, 228–232.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E. & Blüthgen, N. (2014) Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology*, **95**, 466–474.
- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H. & Leuschner, C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation: large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation*, **150**, 76–85.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. *Ecology Letters*, **6**, 961–965.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T. et al. (2008) Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 653–671.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, **199**, 213–227.
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C. & Bradbury, R.B. (1999) A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **75**, 13–30.
- Wimberly, M.C. (2006) Species dynamics in disturbed landscapes: when does a shifting habitat mosaic enhance connectivity? *Landscape Ecology*, **21**, 35–46.
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Öckinger, E., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W. et al. (2014) Species' traits influence ground beetle responses to farm and landscape level agricultural intensification in Europe. *Journal of Insect Conservation*, **18**, 837–846.
- Whitman, D.W. (2008) The significance of bodysize in orthoptera: a review. *Journal of Orthoptera Research*, **12**, 117–134.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A. et al. (2005) Body size in ecological networks. *Trends in ecology & evolution*, **20**, 402–409.
- Wootton, J.T. (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual review of ecology and systematics*, 443–466.



- Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B. et al. (2006) Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **9**, 111–120.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F. et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- WWF, Living planet report 2016, <http://www.worldwildlife.org/pages/living-planet-report-2016>
- Yachi, S. & Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 1463–1468.
- Zalasiewicz, J., Williams, M., Haywood, A. & Ellis, M. (2011) The Anthropocene: a new epoch of geological time? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **369**, 835–841.
- Zera, A.J. & Denno, R.F. (1997) Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual review of entomology*, **42**, 207–230.
- Zobel, M. (1997) The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 266–269.
- Zulka, K.P., Abensperg-Traun, M., Milasowszky, N., Bieringer, G., Gereben-Krenn, B.-A., Holzinger, W. et al. (2014) Species richness in dry grassland patches of eastern Austria: A multi-taxon study on the role of local, landscape and habitat quality variables. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **182**, 25–36.



## Effets des changements d'utilisation des terres sur la biodiversité fonctionnelle des prairies en paysage agricole

Résumé :

Comprendre comment la biodiversité des prairies répond aux changements d'utilisation des terres constitue un enjeu majeur pour la conservation de la biodiversité et le maintien de services écosystémiques dans les paysages agricoles.

Dans ce travail de thèse, nous avons cherché (i) à analyser la réponse simultanée d'un ensemble de taxons appartenant à différents niveaux trophiques (plantes, herbivores, pollinisateurs, prédateurs) aux effets des changements d'utilisation des terres agissant à différentes échelles spatiales et temporelles; (ii) à approcher les mécanismes impliqués dans cette réponse et notamment le rôle des interactions trophiques. Notre approche est basée sur l'utilisation de multiples traits fonctionnels liés à l'acquisition des ressources, la taille et la mobilité des organismes. Nous avons testé la réponse de ces traits à l'histoire des paysages, leur configuration et leur composition

Nous montrons qu'il existe une réponse générale de la diversité fonctionnelle multitrophique aux changements d'utilisation des terres. Nous mettons en évidence l'importance des effets historiques du changement d'utilisation des terres à l'échelle des paysages agricoles menaçant le maintien de communautés fonctionnellement diversifiées dans ces paysages. En considérant un set de traits multiples, notre travail a permis d'approcher certains mécanismes par lesquels les changements d'utilisation des terres présents et passés impactent différentes facettes de la biodiversité. Enfin, l'utilisation des traits fonctionnels a permis d'appréhender l'importance des interactions trophiques et leur implication dans la structuration des communautés animales dans les milieux agricoles.

Mots-clés : changements d'utilisation des terres, paysage agricole, histoire du paysage, diversité fonctionnelle multitrophique, prairie, interactions plantes-insectes, taille corporelle, traits liés à la mobilité, traits d'acquisition des ressources

## Effects of land use intensification on grassland functional biodiversity within agricultural landscapes

Summary:

Understanding how grassland biodiversity respond to land use intensification is crucial for both biodiversity conservation and the management of key ecosystem services in agricultural landscapes.

My PhD aims at (i) identifying and generalising the effects of land use intensification operating at different spatial and temporal scales across multiple taxonomic groups and trophic levels (plants, herbivores, pollinators, predators and top-predators); (ii) investigating the underlying mechanisms of biodiversity response, and particularly the role of trophic interactions. We used multiple functional traits related to resource acquisition, the size of the organisms and their mobility. We tested how multitrophic functional trait diversity responded to landscape history, composition and heterogeneity.

Considering multiple taxonomic groups simultaneously, our study brings out a clear response of overall biodiversity to land use intensification. We found that legacy effects of land use intensification operating at the landscape scale are major drivers of present-day multitrophic functional trait diversity in agricultural landscapes. By considering a core set of organismal traits reflecting similar functions across trophic levels, our approach reveals multiple dimensions by which land use intensification filter out biodiversity over time and allows us to generalise its effect across multiple trophic levels and trait-spectrum. Finally, trait-based approach allowed us to assess the importance of trophic interactions and their contribution in shaping animal communities in agricultural landscapes.

Keywords: land use intensification, agricultural landscape, landscape history, multitrophic functional trait diversity, grassland, plant-insect interactions, body size, mobility-related traits, resource-acquisition traits



Centre d'Études Biologiques de Chizé  
UMR 7372-CNRS  
79360 Villiers en Bois, France

